Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Branchipus Grub. und der parthenogenetischen Generationen von Artemia salina

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung

der philosophischen Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät

der Albert-Ludwigs-Universität

zu Freiburg i. Br.

vorgelegt

von

Wilhelm Fries

aus Frankfurt a. M.

ACAD. LAND. RAT. BIBL.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1909

Der Dekan:

Prof. Dr. Osann

Der Referent:

Exc. Prof. Dr. Weismann

Seinen lieben Eltern

gewidmet

vom Verfasser

Im Jahre 1892 untersuchte Brauer in einer eingehenden und grundlegenden Arbeit die Oogenese von *Branchipus Grubei*, der im Jahre 1894 dieselben Untersuchungen an dem parthenogenetisch reifenden Ei von *Artemia salina* folgten. Nach Brauers Angaben verlaufen die Reifungsvorgänge bei *Branchipus* kurz folgendermaßen: Im Ruhezustande der Oogonien erscheint das Chromatin im ganzen Kernraum zerstreut; aus ihm differenziert sich dann ein einziger chromatischer Faden heraus. Derselbe kontrahiert sich und zerfällt durch Querteilung in zwölf voneinander getrennte Fäden. In der weiteren Folge erleiden diese eine Verkürzung und zugleich eine doppelte Längsspaltung. So entstehen vierteilige Chromosomen, »Tetraden«. Bei gewisser Ansicht erscheinen diese vier Teile als an den Ecken eines Quadrates angeordnet. Diese Form von Chromosomen bleibt erhalten bis zur ersten Richtungsspindel, in der je zwei Kugeln, d. h. je eine Hälfte des Chromosoms auf die Tochterplatten verteilt wird. In der zweiten Reifungsteilung werden die zurückbleibenden beiden Kugeln eines Chromosoms getrennt. Beide Teilungen sind nach Brauer Äquationsteilungen. In den somatischen Zellen fand Brauer 24, in den Oocyten nur 12 Chromosomen. Diese Zahlenreduktion der Chromosomen in den Reifungsstadien erklärt er folgendermaßen. In den Oocyten zerfällt der einheitliche Chro-

matinfaden durch Segmentierung in zwölf Fäden bzw. Chromosomen, in den Zellen des Soma erfolgt eine Querteilung mehr, so daß also 24 Chromosomen resultieren. Die Zahlenreduktion beruht demnach auf dem Unterbleiben einer Querteilung des Chromatinfadens in den Oocyten. Ein weiterer Unterschied zwischen den Chromosomen der somatischen Zellen und der Oocyten beruht ferner darin, daß in ersteren nur eine einfache, in letzteren dagegen eine doppelte Längsspaltung eintritt. Auf die weitere Entwicklung des Eies nach der Befruchtung, Entoderm- und Keimblätterbildung gehe ich nicht ein. — Für das parthenogenetische Ei von *Artemia salina* ergaben die Untersuchungen etwa folgendes: Bei *Artemia* liegt eine zweifache Art der Entwicklung vor, je nach dem nur ein Richtungskörper gebildet wird oder auch ein zweiter zur Anlage kommt, der aber wieder in das Ei eingezogen wird. Bei der Reifung des Eies mit Bildung nur eines Richtungskörpers fand Brauer in den Zellen des Soma 84 Chromosomen. Die jüngsten Stadien der Oogonien- und Oocytenentwicklung wurde nicht näher untersucht, aber es lag die Vermutung nahe, daß bei *Artemia* die Chromosomen genau so entstehen, wie dies für die Somazellen von *Branchipus* nachgewiesen wurde. In den älteren Oocyten fanden sich 84 Chromosomen, die eine doppelte Längsspaltung aufweisen. Jeder Teil hat die Form eines sehr kurzen runden Stäbchens, so daß man auf einem Querschnitt vier Kugeln sieht, die durch einen schmalen Spalt getrennt sind, wie die bei *Branchipus*. In der Richtungsspindel werden je zwei Kugeln auf die beiden Tochterplatten verteilt. Die Teilung faßt Brauer als eine Äquationsteilung auf. Bei dieser Art der Entwicklung erfolgt keine weitere Bildung eines Richtungskörpers, sondern der Kern geht unmittelbar in den Ruhezustand über, aus dem sich dann 84 Chromosomen zur Furchungsspindel herausbilden. Brauer nimmt an, daß diese Chromosomen zweiteilig sind. Bei dem zweiten Entwicklungsmodus mit Ausbildung der zweiten Richtungsspindel verlaufen die ersten Stadien bis zur Ausbildung des ersten Richtungskörpers genau gleich. Dann aber wird die im Ei verbleibende Partie, d. h. die beiden Kugeln, einer abermaligen Teilung unterzogen. Eine Abschnürung des zweiten Richtungskörpers findet jedoch nicht statt, sondern derselbe kehrt wieder in das Ei zurück.

Die beiden in demselben nun vorhandenen Kerne wandeln sich im Centrum zu ruhenden Kernen um, aus denen sich die Furchungsspindel herausdifferenziert. Die Äquatorialplatte derselben enthält

zweimal 84 = 168 Chromosomen. Diese Zahlendifferenz bleibt in den weiteren Furchungszellen erhalten. Vergleicht man die Chromosomenentwicklung bei *Branchipus* und dem parthenogenetischen Ei von *Artemia*, so findet man, daß nur in dem befruchtungsbedürftigen *Branchipus*-Ei eine Zahlenreduktion eintritt, eine solche dagegen in dem parthenogenetischen Ei fehlt. Die Teilung, durch die beim parthenogenetischen Ei ein Richtungskörper abgeschnürt wird, ist nach Brauer keine Reduktionsteilung. Das Vorkommen von 84 Chromosomen in den rein parthenogenetischen Generationen und das ausnahmsweise Vorhandensein von 168 Chromosomen in denjenigen parthenogenetischen Generationen, die aus einem Ei hervorgegangen sind, in welchem der weibliche Vorkern mit dem zweiten Richtungskörper verschmolzen ist, läßt es fraglich erscheinen, ob die Zahl 84 dadurch zustande kommt, daß Doppelchromosomen vorhanden sind, die sich dann, wenn nur ein Richtungskörper gebildet wird, nicht in die Einzelchromosomen spalten. Auf diese Frage soll hier nicht eingegangen werden da mir *Artemia* mit geschlechtlicher Fortpflanzung ebenso wie *Artemia*, welche parthenogenetische Eier mit zwei Richtungskörpern entwickelt, nicht zur Verfügung stand. Übrigens erklärt Petrunkewitsch (1902) diesen ganzen zweiten Entwicklungsmodus für pathologisch, außerhalb der normalen Entwicklung des Tieres liegend. Eine Weiterentwicklung derartiger Eier scheint ihm unwahrscheinlich. Nach ihm ist die Bildung nur eines Richtungskörpers mit 84 »Dyaden« die einzig normale. Zu der gleichen Ansicht, daß die Chromosomenreduktion in den Oocyten darauf beruht, daß der einheitliche Chromatinfaden eine Querteilung weniger erleidet als in den somatischen Zellen, gelangt Brauer auch bei Untersuchungen an der Spermatogenese von *Ascaris* (1893). Ein Teil der Autoren, die in neuerer Zeit sich mit der Keimzellentwicklung beschäftigt haben, gelangen zu einer Vorstellung von der Chromosomenreduktion, die von der Brauerschen sich nicht sehr entfernt. Sie nehmen an, daß diese Chromosomenverminderung durch eine »endweise Conjugation« zustande kommt. Aus dem ruhenden Kern entwickeln sich nach diesen Forschern einzelne Fäden, die sich mit den Enden aneinanderlegen und sich sodann längsspalten. Man kann also an diesen Fäden einen Längsspalt und einen Querspalt unterscheiden, deren ersterer Teile eines Chromosoms trennt, während letzterer, der mehr oder minder deutlich ist, die Trennung bzw. Aneinanderlegung verschiedener Chromosomen andeutet. In der einen Richtungsteilung erfolgt eine Trennung nach

dem Querspalt, also eine Reduktion, in der andern nach dem Längsspalt, eine Äquationsteilung. Was die ersteren Vorgänge dieses Prozesses, jene endweise Vereinigung zweier Chromosomen zu einem Gamosom (HÄCKER) anbelangt, so ließe sich dieses mit der BRAUERschen Ansicht von dem Unterbleiben einer Querteilung in den Oocyten wohl vereinigen. Diese Ansicht steht aber nun dadurch mit der BRAUERschen Darstellung in Widerspruch, daß die Chromosomen bei *Branchipus* in den Reifungsteilungen eine zweimalige Längsteilung, nie aber eine Querteilung erleiden. Ein andrer Teil der neueren Autoren glaubt das Zustandekommen der Chromosomenreduktion darin suchen zu müssen, daß je zwei Chromosomen durch »parallele Syndese« zu einem Doppelchromosom sich vereinigen. Nach diesen Forschern entstehen aus dem ruhenden Kern der jungen Oocyten zu Beginn der Wachstumsperiode längere, nicht längsgespaltene Chromosomen, die sich im späteren Verlauf der Entwicklung, zum Teil in der Synapsis, in ihrer ganzen Länge aneinanderlegen und so Doppelchromosomen bilden, die im weiteren Verlauf bis zur ersten Reifungsteilung nicht mehr wesentlich voneinander getrennt werden. In dieser erfolgt dann die Trennung der beiden Spalthälften, so daß je ein Chromosom auf die Tochterplatten verteilt wird; die erste Teilung ist sodann die Reduktionsteilung. In der zweiten Teilung wird das im Ei zurückbleibende Chromosom nochmals längsgeteilt.

Auch diese Auffassung ist mit der BRAUERschen Anschauung nicht zu vereinen, da BRAUER angibt, daß in den Oocyten die einzelnen Chromosomen durch Querteilung eines kontinuierlichen Fadens entstehen. Das Problem, ob eine Reduktion bei *Branchipus* besteht, scheint nach BRAUER in negativem Sinne beantwortet werden zu müssen. Nun zeigte aber TRETJAKOFF in einer Bearbeitung der Spermatogenese von *Ascaris* (1905), daß man die Reifeteilungen bei diesem Nematoden auch anders auffassen und erklären kann, als dies BRAUER tat. Einer Anregung Herrn Geheimrats WEISMANN folgend, soll nun in folgendem untersucht werden, ob eine Reduktionsteilung bei *Branchipus* fehlt, und ob die Chromosomenreduktion auf die von BRAUER angegebene Weise erfolgt. Ferner soll an der Hand einer genauen Vergleichung der geschlechtlichen und parthenogenetischen Keimzellenentwicklung festzustellen versucht werden, wie die Syndese hier erfolgt, falls überhaupt eine solche vorhanden ist.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat WEISMANN, meinen herzlichen Dank aus-

zusprechen für die Anregung zu diesen Untersuchungen und das ständige gütige Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte. Ebenso bin ich Herrn Privatdozent Dr. Schleip, der meine Arbeit durch zahlreiche Ratschläge und Hinweise förderte, sowie Herrn Dr. Kühn zu lebhaftem Danke verpflichtet.

Material und Methode.

Die zur Untersuchung gelangenden Exemplare von *Branchipus Grubei* v. Dyb. wurden teils von mir während der Monate April und Mai 1908 in einem Tümpel bei Frankfurt a. M. gefangen, teils entstammen sie einem solchen bei Dresden. Letztere verdanke ich der Güte des Herrn Dr. Wolff. Es sei mir gestattet, ihm an dieser Stelle für sein freundliches Entgegenkommen meinen herzlichen Dank auszusprechen. Zum Vergleiche wurde *Branchipus pisciformis* (*stagnalis*) herangezogen, der im wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie *Branchipus Grubei* aufwies. Zum Teil wurden die Tiere direkt am Fundplatz mit warmem Sublimat-Eisessig-Gemisch fixiert, zum Teil wurde Chromosmiumsäure angewandt. Wenn auch letztere Fixirung für einige spezielle Zwecke (Feststellung der Zellgrenzen) gute Resultate gewährt, so ist im allgemeinen Sublimat-Eisessig, insbesondere für die spätere Färbung vorzuziehen. Die Schnitte hatten die Dicke von 5–12 μ. Da in späteren Stadien das Ei bedeutend an Größe zunimmt, so ist für diese Zwecke eine Schnittdicke von 10 μ rätlich. Die Tiere wurden sowohl in Paraffin wie in Celloidinparaffin geschnitten. Letztere Methode ergibt, besonders für Eier mit großem Dotterreichtum, die leicht zerreißen, gute Resultate. Zur Färbung diente Heidenheinsches Eisenhämatoxylin und Haematoxylin nach Delafield. Die Gegenfärbung bestand in Pikrokarmin oder Eosin. Eisenhämatoxylin gab in den jungen Stadien mit wenig oder gar keinem geformten Dotter gute Bilder, während es in späteren wegen der intensiven Färbbarkeit desselben das Chromatin nicht deutlich hervortreten ließ.

Die untersuchten Exemplare von *Artemia salina* stammen aus Odessa und wurden mir von Herrn Geheimrat Weismann zur Verfügung gestellt. Sie wurden in einem Aquarium gehalten und waren durchweg parthenogenetisch. Männchen wurden niemals beobachtet. Zur Fixierung wurde Sublimat-Eisessig nach Gilson-Petrunkewitsch angewandt. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach Delafield, Gegenfärbung Eosin.

Spezielle Untersuchung.

1. Branchipus Grubei.

I. Das Chromatin in den somatischen Zellen.

Da es für unsre Zwecke weniger auf eine genaue Erörterung der chromatischen und plasmatischen Verhältnisse in den Kernen und Zellen des Soma ankommt als vielmehr auf eine Feststellung der Zahlenverhältnisse der Chromosomen in diesen, so wurden die verschiedenen Differenzierungen der somatischen Zellen je nach ihrer physiologischen Funktion nicht untersucht, sondern speziell nur die Ausbildung der Chromosomen. Es war von vornherein von Interesse, festzustellen, ob in der Entwicklung des Chromatins im Kern der somatischen Zellen und der Eizelle eine Übereinstimmung stattfindet, insbesondere ob die Zahl der Chromosomen in beiderlei Zellen dieselbe ist. Zu dieser Untersuchung eignen sich in besonderem Maße die Epithelzellen des Darmes, die zahlreiche Mitosen aufweisen. Im Ruhezustand (Fig. 1) findet man das Chromatin in dem langgestreckten Kern als fein verteiltes Gerüst, in dessen Maschen mehrere an Größe verschiedene Nucleoli eingebettet sind. Die Zahl der letzteren ist sehr variierend, wohl mit dem mehr oder weniger starken Stoffwechsel der Zelle im Zusammenhang stehend. Die Chromosomen, die sich in der Prophase einer Zellteilung aus diesem Netz herausbilden, finden sich in der Zahl 22—24; eine genauere Zählung ist wegen der Kleinheit der Zellen nicht möglich. Sie haben die Form kurzer, fast kugelförmiger, an den Enden etwas verdickter Stäbchen (Fig. 3). Zur Zeit der Ausbildung der Spindel verschwinden die Chromosomen, indem sie zunächst ihre starke Färbbarkeit verlieren, um dann bald vollständig unsichtbar zu werden. An den Polen der Spindel findet man zwei mit Eisenhämatoxylin sich stark färbende Centrosome, an denen man einen Centralkörper und einen helleren Hof unterscheiden kann (Fig. 2). Von einer von ihnen ausgehenden Polstrahlung wurde nichts beobachtet. In der Polansicht einer Äquatorialplatte läßt sich die Zahl der Chromosomen auf 24 feststellen. Die beiden Tochterplatten rücken allmählich auseinander, während die Centrosome auf diesen Stadien nicht mehr nachzuweisen sind. Nach dem Auseinanderrücken der Tochterchromosomen bleiben die Spindelfasern zwischen denselben noch längere Zeit erhalten (Fig. 4). Die gleichen Verhältnisse wurden auch in den übrigen somatischen Zellen gefunden.

II. Das Ovarium.

Wie durch die Arbeiten von Spangenberg, Buchholz, Nietsche und Claus gezeigt wurde, besteht der weibliche Genitalapparat von *Branchipus* aus dem paarigen Ovar, den paarigen Oviducten, dem unpaaren Uterus, der durch zwei Zellpolster von den Oviducten getrennt ist, und endlich der unpaaren Scheide.

Die Ansicht von Claus, daß dieses Zellpolster die Eier an vorzeitigem Übertritt in den Uterus verhindern soll, kann ich nicht teilen, da ich des öfteren auch Eier in den Uterus übertreten sah, zu einer Zeit, da eine Begattung nicht stattgefunden hatte. Ich glaube daher, daß diese Zellpolster ausschließlich zur Vermeidung eines Eindringens der Spermatozoen in den Oviduct und dadurch einer vorzeitigen Befruchtung dienen. Brauer berichtet in seiner Arbeit von Isolationsversuchen, die er an Weibchen anstellte, um durch Ausschließung einer Befruchtung parthenogenetische Weiterentwicklung zu erregen. Es gelang ihm jedoch nur, Weibchen sieben Tage am Leben zu erhalten, während welcher Zeit kein Übertritt der Eier in den Uterus stattfand und auch die Eibildung im Ovar sistiert wurde. Ich habe diese Versuche an Weibchen von *Branchipus pisciformis* wiederholt, die in mancher Beziehung besser für derartige Experimente geeignet sind als der viel empfindlichere *Branchipus Grubei*. Es gelang mir, diese Weibchen drei Wochen am Leben zu erhalten, während welcher Zeit auch Eier in den Uterus übertraten. Die genaue Untersuchung ergab jedoch, daß dieselben sich nicht weiterentwickelt hatten; sie waren alle auf dem Stadium der ersten Richtungsspindel stehengeblieben. Der Richtungskörper wurde nicht abgeschnürt. Da die Ausbildung des ersten Richtungskörpers mit dem Eindringen des Spermatozoons zusammenfällt, so liegt es nahe, an eine Wechselwirkung beider Kerne zu denken. Allerdings muß ich die Möglichkeit einer parthenogenetischen Weiterentwicklung des Eies zugeben, da meine Isolationsversuche nicht in derartigem Umfange ausgeführt werden konnten, daß Parthenogenese völlig ausgeschlossen erscheint, sie erscheint mir jedoch in hohem Grade unwahrscheinlich. — Der Bau des beiderseits vom Darm gelegenen Ovars und die Ausbildung und Differenzierung der Eier in diesem wurde durch die Untersuchungen von Nietsche und Brauer klargestellt, denen ich im allgemeinen nichts Neues hinzuzufügen habe. Der Vollständigkeit halber sei hier kurz der Verlauf der Eientwicklung wiederholt. Die Keimzone des einen langen Schlauch dar-

stellenden Ovars befindet sich beiderseits lateral. In dieser Zone der Oogonien findet man häufig Spindeln und Teilungsfiguren. Eine Differenzierung in Ei- und Nährzellen ist hier noch nicht zu beobachten. Die letzten Oogonien lösen sich dann bündelweise von dieser Zone los, wandern medial und treten in das Stadium des Wachstums und der Differenzierung ein. Auf Kosten der zahlreichen Nährzellen wachsen die wenigen Eizellen rasch heran und erfüllen mit den sie umgebenden Nährzellen den ganzen medialen Teil des Ovars. Sind die Eier fertig ausgebildet, so treten sie, nun sehr dotterreich geworden, in die Reifungsphase ein.

Die Prophase bis zur Ausbildung der Äquatorialplatte der ersten Teilung wird in den Oviducten durchlaufen, der Beginn der Metaphase tritt mit dem Übertritt der Eier in den Uterus und dem Eindringen des Spermatozoons ein. Im Uterus erfolgen dann die späteren Stadien bis zur Ablage des Eies. Mit der Ausstoßung der reifen Eier aus dem Uterus rückt eine neue Lage in den Uterus bzw. in die Oviducte über. Häufig findet man auch Eier mit ausgebildeter erster Richtungsspindel im Ovar selbst. Man kann also an dem Ei eine Phase der Bildung, des Wachstums und der Differenzierung und endlich der Reifung unterscheiden.

Oogonien.

Wie schon vorher erwähnt, liegen die jüngsten Oogonien lateral der Wandung des Ovariums an, von den Wandzellen desselben nur schwer zu unterscheiden (Fig. 5). Die kleinen Zellen haben ein dunkel granuliertes Plasma, so daß sich das hellere Kernbläschen scharf abhebt. Von den übrigen Zellen gleicher Phase ist die Oogonienzelle durch eine Zellmembran getrennt, die aber wegen der Kleinheit und dichten Zusammenlagerns derselben leicht übersehen werden kann, so daß der Eindruck eines Syncitiums mit eingesprengten Kernen erweckt wird. Bei Fixierung mit Chromosmiumsäure treten jedoch die einzelnen Zellgrenzen deutlich hervor.

Der Kern, der von einer Kernmembran umgeben ist, hat längliche, ovale Gestalt (Fig. 6). Das Chromatin hat im Ruhezustand die Form eines Netzwerks. In einem maschenförmigen Gerüst aus weniger färbbarer Substanz (Linin) sind viele an Zahl nicht feststellbare stark färbbare chromatische Körper eingebettet. Dieselben finden sich hauptsächlich in den Knotenpunkten des Maschenwerks. Einen mehr oder weniger stark färbenden, an Größe variierenden Nucleolus findet man auf diesem Stadium immer, gewöhnlich zwi-

schen den Maschen des Netzwerks liegend. Das Chromatin formt sich zu Beginn der Oogonienteilung zu kurzen, stäbchenförmigen Chromosomen um, die häufig an den Enden etwas kolbig angeschwollen oder auch umgebogen sein können, so daß leicht der Eindruck der Zweiteiligkeit durch Längsspaltung erweckt werden kann (Fig. 7). Bei näherer Beobachtung bemerkt man aber immer, daß es sich hier nicht um zwei getrennte Kugeln handelt, sondern um ein kontinuierliches Element, das allerdings an den Enden eine größere Färbbarkeit und eine Chromatinanhäufung aufweist. Während der Nucleolus mehr verblaßt und endlich vollkommen verschwindet, ordnen sich die Chromosomen zur Äquatorialplatte an. In den früheren Stadien sowie in der Polansicht einer Äquatorialplatte läßt sich die Zahl der Chromosomen mit Bestimmtheit auf 22—24 angeben, so daß also diese mit derjenigen der Chromosomen in den somatischen Zellen übereinstimmt (Fig. 9).

An den Polen der Spindel findet man scharf gefärbte Centrosome; von einem helleren Hofe um diese oder von einer von ihnen ausgehenden Polstrahlung wurde nichts beobachtet (Fig. 8). Die Chromosomen teilen sich sodann nach dem Modus der Äquationsteilung, und die entstehenden Tochterchromosomen rücken nach den Polen der Spindel, wo sie zunächst dicht angehäuft liegen, dann aber auseinanderweichen (Fig. 10). Zwischen den Tochterplatten lassen sich noch lange die achromatischen Fasern sichtbar machen (Fig. 11 u. 12). Zur Ausbildung einer Mittelplatte kommt es jedoch nicht. Die Centrosome verschwinden, über ihren Verbleib ließ sich nichts Sicheres ermitteln. Die Chromosomen der Anaphase scheinen alsdann sich wieder zu einem dünnen Fadengerüst umzuwandeln. Direkt beobachten läßt sich dieser Vorgang nur sehr schwer. Da aber immer sehr zahlreiche Zellen, deren Kerne ein Gerüstwerk mit eingebetteten Chromatinkugeln enthalten, ähnlich dem, wie es die jüngsten Oogonien aufweisen, um die wachsenden Oocyten herumliegen, so liegt wohl der Schluß nahe, daß dieses die unmittelbaren Vorstadien der Wachstumsperiode sein werden. Der Kern geht also offenbar vor der Wachstumsperiode in ein Ruhestadium über. Ähnliche Umwandlung des Kerns vor der Wachstumsperiode beschreibt auch Lérat bei *Cyclops strenuus*: »La disposition du noyau n'est pas différente de ce qu'elle est dans les oogonies des générations précédentes.« Schreiner fand bei *Myxine*, daß die jungen Spermatocyten den Spermatogonien gleichen; auch hier breitet sich das Chromatin nach der Oogonienteilung zu einem feinen Netzwerk aus.

Die Oogonien scheinen einer mehrmaligen Teilung zu unterliegen, bevor sie sich zu wachsenden Oocyten umwandeln. Wie oft diese Teilung stattfindet, läßt sich natürlich nicht verfolgen, ist jedoch auch für den weiteren Verlauf und für die Bewertung der Chromosomen von keinem besonderen Interesse. Auf die Endzone des Ovariums, die sich durch ihre zahlreichen Kerne, kleine Zellen und häufige Mitosen auszeichnet, folgen dann in weiterem Umfange größere, hellere Zellen mit Kernen, die als die jüngsten wachsenden Oocyten anzusehen sind.

Aus dem Chromatin der ruhenden Oogonienzelle beginnt sich das Chromatingerüst herauszubilden. Die einzelnen Chromatinkörner, die in dem Liningerüst eingebettet sind, verändern sich zunächst derart, daß sie viel dichter dem hellen Faden aufgelagert erscheinen. Man kann jedoch hier noch nicht einen oder mehrere zusammenhängende Fäden erkennen. Aus diesem Chromatinnetz entstehen dann dichte dünne Fäden, die die Zusammensetzung aus einzelnen Chromatinkörnern wohl erkennen lassen und ohne besondere Anordnung den Nucleolus umkreisen (Fig. 14). Ähnliche Umwandlung der Chromosomen der Anaphase einer Oogonienteilung durch einen Ruhezustand hindurch wurde von mehreren Untersuchern beobachtet, ich erwähne hier nur Schleip, der sowohl bei der Eireifung als auch bei der Samenreifung von *Planaria gonocephala* beobachtete, daß auch bei diesem Objekt die dünnen Fäden in den jungen Oocyten dadurch entstehen, daß in späteren Stadien des ruhenden Kerns die Chromatinkörnchen nicht einzeln liegen, sondern daß sie mit Nachbarkörnchen zu kurzen Fädchen zusammengereiht sind. Diese Fädchen werden dann immer deutlicher und nehmen scheinbar an Länge zu. Brauer glaubte in seinen Untersuchungen hier einen einheitlichen Faden zu beobachten, der erst durch spätere Querteilung zunächst in sechs meist im Kernraum zerstreut liegende Fäden geteilt wird, deren Zahl dann durch folgende Querteilung auf zwölf sich erhöht. Die freien Enden des Fadens, die ihm auch zu Gesicht kamen, erklärt er dadurch hervorgerufen, daß durch das Schnittmesser Teilungen vollzogen wurden. Allerdings muß man zugeben, daß die Größe der Zelle auf diesem Stadium bereits derart ist, daß eine Zerteilung derselben durch den Schnitt eintritt, aber man kann trotzdem feststellen, daß außer diesen durch das Messer hervorgebrachten Enden noch freie natürliche vorhanden sind.

Es liegt also kein einheitlicher Faden vor, der erst später verschiedene Querteilungen erleidet, sondern aus dem ruhenden Kern

bilden sich gleich von Anfang gesonderte Fäden heraus. Was dagegen die Zahl dieser Fäden anbelangt, so ließ sich diese wegen der Größe der Fäden und der dadurch hervorgerufenen Teilung durch das Messer nicht feststellen. Die Beobachtung ihres feineren Baues erweist, daß diese deutlich gekörnt sind. In dem weniger gefärbten Grundfaden liegen zahlreiche an Form und auch Größe verschiedene Körner eingebettet, die man wohl als »Mikrosomen« anzusehen hat. In diesem Ausbildungsstadium ließ sich von einer Längsspaltung nicht die geringste Spur nachweisen. Die weitere Umwandlung, die der Kern nun zu durchlaufen hat, besteht in einer Wanderung der einzelnen dünnen Fäden, zugleich wird das Kernbläschen immer heller und hebt sich deutlich von dem dunkelgefärbten Protoplasma ab (Fig. 15). Die Fäden wandern zunächst nach einem Pole des Kerns, gewöhnlich demjenigen, der dem kleinen und wenig färbbaren Nucleolus gegenüberliegt. Hier liegen sie ohne besondere Orientierung, jedoch läßt sich mit Bestimmtheit angeben, daß auch auf diesem Stadium eine Längsspaltung noch nicht vorhanden ist. Eine besondere Richtung der freien Enden nach einem Punkte des Kerns, etwa dem, woselbst der Nucleolus zu liegen kommt, wie dies Schleip für *Planaria* und Henderson für *Dytiscus* beschreibt, war bei *Branchipus* nicht zu beobachten. Die Fäden beginnen sich nun excentrisch im Kern zusammenzudrängen. Zunächst sind die einzelnen zwar noch ihrem ganzen Verlauf nach zu erkennen, bald beginnt aber die Zusammenziehung des Knäuels immer dichter zu werden, so daß eine Entwirrung in die einzelnen zusammensetzenden Komponenten nicht mehr möglich ist (Fig. 16). Soweit man die einzelnen Bestandteile noch vor diesem dichten Knäuel verfolgen kann, scheint manchmal ein paralleler Verlauf einiger benachbarter Fäden zu bemerken zu sein. Der dichte Knäuel selbst wurde von verschiedenen Beobachtern gefunden und beschrieben, ich erwähne hier Lérat, der bei *Cyclops* ein »magma tellement dense, qu'on n'y peut découvier aucune structure« vorfand. Der ganze übrige Kernraum, der nicht von dem Chromatin eingenommen wird, ist hell, am entgegengesetzten Ende des Bläschens liegt gewöhnlich der wenig gefärbte Nucleolus (Fig. 17). Wir haben also in diesem Stadium einen Zustand des Kerns vor uns, während dessen die Kernsubstanz eine mehr oder weniger einseitige Kontraktion erleidet (Häcker) und der allgemein als Synapsis oder mit Mc Clung als Synicesis bezeichnet wird. Dieses Stadium wird von vielen Beobachtern an den verschiedensten Objekten beschrieben, so

fanden es Schleip bei *Planaria*, Henderson bei *Dytiscus*, Woltereck bei *Cypris*, Lérat, wie schon erwähnt, für *Cyclops* usw. Meves und Häcker stehen diesen Angaben skeptisch gegenüber und halten das Synapsisstadium nur für ein Kunstprodukt, das wohl hauptsächlich durch Fehler der Konservierung hervorgerufen wird. Ich glaube nicht, daß hier bei *Branchipus* ein derartiger Grund für die Erscheinung der Synapsis zu suchen ist, denn bei allen Tieren, die mit den verschiedenen Konservierungsmitteln behandelt wurden, zeigte sich in gleicher Weise die einseitige Kontraktion des Chromatins im Kern. Gegen die Auffassung der Synapsis als ein Kunstprodukt sprechen dann weiter die Befunde am lebenden Tiere von Weydowsky bei Olygochaeten, Oettinger bei Myriopoden, Schleip an Ostrakoden, Sargant, Overton bei Pflanzen. Aus der Synapsis beginnen sich allmählich einzelne Fäden herauszuwirren. Man sieht, nachdem die Dichte des Knäuels durch die Auflösung zerstört ist, die einzelnen Bestandteile erscheinen, die ihn zusammensetzten. Man findet zunächst noch die dünnen Fäden, die immer längs nebeneinander verlaufen, dann trifft man aber neben diesen dünnen Fäden nun dickere, schätzungsweise doppelt so starke Fäden, die einen deutlichen Längsspalt enthalten (Fig. 18). Schreitet die Entwicklung weiter vor, so sieht man dann keine dünnen Fäden mehr, sondern es treten nur noch die dicken längsgespaltenen Fäden auf, die schon in dem vorhergehenden Stadium beobachtet wurden (Fig. 19).

Sie liegen in früheren Stadien auch noch in einem dichten Knäuel zusammen, beginnen aber in der Folge mehr und mehr auseinanderzuwandern, bis sie vollständig voneinander isoliert im hellen Kernbläschen verteilt liegen (Fig. 20/21). In allen diesen Kernen ist ein kleiner schwach färbbarer Nucleolus zu beobachten, der zunächst außerhalb des synaptischen Knäuels, in späteren Stadien unregelmäßig im Kern und unabhängig von der Lagerung der dichten Fäden liegt. Was endlich die Zahl und Form der letzteren anbelangt, so zeigen sämtliche einen Längsspalt, der durch die ganzen Fäden hindurchzieht, diese in zwei dünne Teilfäden trennend. Von einem zweiten Längsspalt in je einem Teilstück konnte ich nichts beobachten. Jeder Einzelfaden ist vielfach gekörnelt, ähnlich den früheren Fäden, die auch aus einzelnen Mikrosomen zusammengesetzt waren. Ob je zwei Mikrosomen der Teilfäden zusammengehörig sind und nun durch den Längsspalt getrennt werden, wie dies für andre Objekte angegeben ist, lasse ich dahingestellt. In den postsynaptischen Stadien läßt sich mit Bestimmtheit immer feststellen, daß die Zahl

dieser dicken Fäden zwölf beträgt. Bedenkt man nun, daß die Zahl der Chromosomen in der Anaphase der letzten Oogonienteilung 24 betrug, hier aber nur zwölf Chromosomen vorliegen, so muß zwischen jenen Stadien eine Zahlenverminderung eingetreten sein. Auf die genauere Erklärung dieser Zahlenreduktion gehe ich weiter unten ein. Hier sei nun die weitere Ausbildung der Chromosomen beschrieben.

Postsynaptische Ausbildung der Chromosomen.

Aus den dünnen Chromatinfäden entwickelten sich im Stadium der Synapsis zwölf dicke längsgespaltene Fäden, die nun aus dem Knäuel sich herausdifferenzierten und verteilt im Kernraum lagern. Zunächst sieht man noch ihre Zusammensetzung aus Mikrosomen, die paarweise einander in den beiden Fäden gegenüberliegen. Die Fäden beginnen sich dann immer mehr zusammenzuziehen, wodurch der Längsspalt deutlicher ins Auge fällt (Fig. 22). Zugleich beginnt die Körnelung der Einzelbestandteile zu verschwinden. Die Kontraktion der Fäden dauert an, während Kernbläschen und Zelle wachsen, bis sich aus den zwölf dicken längsgespaltenen Fäden zwölf stäbchenförmige zweiteilige Elemente herausbilden (Fig. 23). Nach Brauer sollen nun durch erneute Längsspaltung der Einzelelemente die zwölf dicken Fäden in zwölf vierteilige Elemente zerfallen. Ich habe in meinen Präparaten ein Auftreten eines solchen zweiten Längsspaltes nicht feststellen können. Desgleichen zeigt sich keine Spur von einer Querteilung. Die ausgebildeten Chromosomen scheinen mir immer nur bivalente Elemente darzustellen, deren einzelne Bestandteile kurze gebogene und an den Enden etwas kolbig angeschwollene Stäbchen sind, die wohl durch einen Längsspalt voneinander getrennt sind, aber von einer nochmaligen Spaltung in ihrer jetzigen Ausbildung nichts erkennen lassen. Obwohl einige Chromosomen an die Bilder erinnern, die Brauer in seiner Arbeit als »doppelt längsgespaltene Elemente« betrachtet, so glaube ich doch, besonders durch die Untersuchung der Vorstadien bewogen, daß hier nur bivalente Elemente mit einem Längsspalt vorliegen. Auch scheint die Entwicklung eine Andeutung über diese Art der Entstehung zu geben. In den Fig. 22—23 sieht man schon das Chromatin in jedem der Einzelfäden häufig am Ende des Fadens sich anhäufen, während in der Mitte eine hellere Partie erscheint. Bei der späteren starken Kontraktion zu den definitiven Chromosomen der ersten Reifungsteilung geht diese Ansammlung noch weiter

vor sich, so daß man in besonderen Fällen zwei Kugeln und einen hellen Querspalt zwischen denselben zu erblicken glaubt. Bei schwächerer Vergrößerung hat man dann häufig den Eindruck von vier Kugeln, die dann das ganze Chromosom darstellten, wie es auch Brauer beschreibt. Aber bei Benutzung starker Systeme (Zeiss. Obj. 1, 5 Oc. 12) erweist sich immer, daß je zwei Kugeln durch eine weniger färbbare Masse verbunden sind. Ich glaube daher hier zunächst von Doppelchromosomen sprechen zu können. Man könnte ja auch an die Möglichkeit denken, daß durch das Auftreten eines Querspaltes zunächst 24 zweiteilige Elemente entstehen, die dann durch Verklebung je zweier zweiteiliger wieder zwölf vierteilige Elemente lieferten. Ich habe aber auch keine Bilder gefunden, die eine solche Deutung zuließen. Es mag von Interesse sein, daß auch andre Untersucher in neueren Arbeiten zu ganz ähnlichen Resultaten gelangen. Es sei hier Lérat erwähnt, der in seiner Arbeit über die ersten Reifungsvorgänge bei *Cyclops strenuus* im Gegensatz zu früheren Untersuchern sich gegen das Vorkommen von vierteiligen Elementen aussprach und diese scheinbare Vierteiligkeit auf eine »condensation de la nucleine aux deux extremités de chaque chromosome-fille« zurückführt. Auch Kühn glaubt bei *Daphnia* »die gekrümmten, an den Enden verdickt erscheinenden Stäbchen nach ihrer Herkunft und ihrem Schicksal« nicht als Tetraden bezeichnen zu dürfen.

Diese Ausbildung der Chromosomen als kurze stäbchenförmige Doppelelemente erhält sich in der ganzen Folge bis zur ersten Richtungsspindel. Mit der Ausbildung der definitiven Chromosomen und dem Verschwinden der Fäden beobachtet man den Nucleolus nicht mehr. Man findet ihn noch kurz nach der Entwirrung des synaptischen Knäuels im Kern liegen. Über seinen Verbleib läßt sich nichts Sicheres ermitteln.

Fig. 23—32 zeigen die weitere Ausbildung der Oocyte und das Schicksal des Kerns und der Chromosomen während dieser Zeit. Fig. 24 stellt eine junge Oocyte dar, deren Eiplasma noch kaum angelegt ist, so daß das helle Keimbläschen die Hauptmasse der Eizelle ausmacht. In Fig. 25 beginnt die Oocyte durch Aufnahme von Nährmaterial zu wachsen, so daß das Plasma bei weitem den größten Teil des Eies beträgt, während der Kern als helles Bläschen am Rande sichtbar ist. Die Chromosomen haben sich, wie Fig. 26 zeigt, die den Kern in stärkerer Vergrößerung wiedergibt, in keinerlei Weise verändert. Die Oocyte wächst in der Folge immer weiter, während sich zahlreiche Nährzellen ihr anlegen und

zum Teil sich in das Eiplasma hineinpressen (Fig. 27). Die Aufnahme des Nährmaterials erfolgt in flüssiger Form, wie dies Weismann für Cladoceren beschrieb. Auf diesem Stadium beginnt sich auch geformter Dotter in dem Centrum des Eies und an derjenigen Seite der Eiperipherie auszubilden, der die meisten Nährzellen anliegen. Der Kern liegt als helles Bläschen an der Wandung, von ihr nur durch einige Plasmastränge getrennt. Eine Veränderung der Chromosomen war nicht festzustellen. Eine bestimmte Orientierung des Kerns, derart, daß er in der Nähe der meisten Nährzellen zu liegen kam, wurde in den meisten Fällen beobachtet. Das fertig ausgebildete Ei ist dicht mit Dotterkugeln erfüllt, die aus einer hellen, häufig mit einer Vacuole versehenen Kugel bestehen. Das Eiplasma erhält sich nur am Rand und in einigen Strängen innerhalb des Eies, in das die Dotterkugeln eingebettet erscheinen. In größerer Ausdehnung findet man es in der Nähe des Kerns, der als helles Bläschen erscheint. Die Chromosomen haben die alte Form beibehalten (Fig. 31, 32). Sie haben sich vielleicht noch etwas gegen die vorhergehenden Stadien verkürzt. Es ist auffallend, daß eine Veränderung derselben nicht eintritt, vielmehr diese immer ihre alte Gestalt beibehalten, vollständig unabhängig von der jeweiligen physiologischen Funktion der Zelle. Das Chromatin geht bei *Branchipus* nach der Synapsis keine Auflockerung mehr ein, wie dies bei vielen andern Autoren (Schreiner, Schleip, Häcker) beschrieben wird. Auffallend dagegen ist, daß das Chromatin der Nährzellen, wie noch später gezeigt werden wird, eine derartige Umwandlung in einen Ruhezustand aufweist.

Nachdem die Chromosomen sich zu den kurzen Stäbchen verkürzt haben, beginnen sie sich zur ersten Richtungsspindel anzuordnen. Diese Vorgänge verlaufen im Oviduct. Das helle Keimbläschen wird allmählich dunkler und dehnt sich in die Länge, während die Kernmembran zu verschwinden beginnt. Die Chromosomen, deren Längsspalt deutlich zu beobachten ist, ließen in den vorherigen Stadien noch keine bestimmte Lage erkennen. Jetzt beginnt eine Drehung der einzelnen Chromosomen derart, daß sich der Längsspalt in den Äquator der Spindel stellt (Fig. 40). Diese Drehung erfolgt ganz allmählich und läßt sich auf mehreren Bildern beobachten. Zu gleicher Zeit tritt die Form der Spindel deutlicher hervor (Fig. 41, 42). Einzelne Spindelfasern sieht man zunächst, die von den Polen nach der Äquatorialplatte ziehen. Die Spindel hat die Form einer Tonne. An ihren Polen ließen sich Centrosome nicht beobachten, desgleichen

ist von Polstrahlung oder helleren Höfen an den Polen nichts zu beobachten. Was die Lage der Spindel zur Eiachse selbst anbelangt, so liegt sie zunächst genau tangential. Es beginnt dann eine Drehung derselben, so daß sie einen mehr oder weniger großen Winkel mit der Eiachse bildet. Diese Drehung der Spindel bis zur radialen Lage muß aber durchaus nicht immer durchgeführt werden, sondern im Gegenteil wurde häufig die Trennung der Tochterplatten in tangentialer Lage beobachtet. Im Äquator der Spindel selbst liegen deutlich zwölf Doppelchromosomen. Daß in Fig. 42 nur elf eingezeichnet sind, dürfte wohl darin seinen Grund haben, daß eines von den übrigen verdeckt wird. Die Chromosomen liegen in der Spindel immer derart angeordnet, daß der Längsspalt genau im Äquator zu liegen kommt und jedes der beiden Teilchromosomen genau den Polen der Spindel zugewandt ist. Diese Verhältnisse lassen sich auch deutlich auf einem Bild erkennen, das die Äquatorialplatte in Polansicht wiedergibt (Fig. 43). Auch hier sind zwölf Doppelchromosomen zu beobachten. Die achromatischen Fasern treten im weiteren Verlauf immer mehr hervor, und mit dem Übertritt der Eier in den Uterus und dem Eindringen des Spermakerns und dessen Wanderung nach dem Centrum des Eies beginnen die Erscheinungen der Metaphase aufzutreten. Man sieht zunächst, daß je eine achromatische Faser an ein Teilchromosom herantritt. Die Doppelchromosomen werden dann unter dem Einfluß dieser Fasern derart zerteilt, daß die einzelnen Spalthälften nach den Polen wandern. Auf einer Polansicht einer Äquatorialplatte sehen wir auch demgemäß 24 kleinere nicht mehr längsgespaltene Chromosomen, deren jedes die Form und die Größe eines einzigen Elementes der vorigen bivalenten Chromosomen hat (Fig. 46). Die erste Richtungsteilung trennt die beiden Längshälften eines Chromosomes. Da es mir leider aus äußeren Umständen nicht möglich war, Tiere zu konservieren, die das Chromatin im Stadium der zweiten Richtungsspindel aufweisen, so muß ich vorerst darauf verzichten, anzugeben, ob die Reduktion in der ersten oder zweiten Richtungsteilung vollzogen wird. Ich hoffe, diese Entscheidung noch treffen zu können, wenn mir die nötigen Stadien zur Verfügung stehen. Auf die verschiedene Möglichkeit der Reduktion werde ich noch später zu sprechen kommen.

Differenzierung der Nährzellen.

Die Differenzierung der Ei- und Nährzellen und die verschiedene Ausbildung ihrer Kerne findet schon auf einem verhältnismäßig frühen

Stadium statt. Die Nährzellen und Eizellen lassen sich leicht schon bei schwachen Vergrößerungen voneinander unterscheiden. Während das Kernbläschen der Eizelle groß ist im Verhältnis zu dem Eiplasma und sich auch durch helle Färbung leicht auffinden läßt, zeigt der Kern der Nährzellen ein derartiges Verhalten nicht. Seine Masse wird bei weitem von der des Plasmas übertroffen. Die Nährzellen finden sich im Ovar in bedeutend größerer Zahl als die Eizellen, denen sie in gewissen Partien zugesondert zu sein scheinen. Ob eine bestimmte Zahl je einem Ei angehört, wie dies die Untersuchungen Weismanns bei Cladoceren festgestellt haben, ließ sich hier bei *Branchipus* nicht ermitteln, da eine bestimmte Lagerung der Nährzellen zur Eizelle nicht stattfindet. Der Kern der Nährzelle liegt gewöhnlich excentrisch im Plasma. Eine Differenzierung des Ei- und Nährzellenkerns ist schon früh zu beobachten. Am Ende der letzten Oogonienteilung beginnt das Chromatin der Nährzellen sich aus dem ruhenden Kern zu Fäden umzubilden, ähnlich denjenigen, die wir auch in der Eizelle gleichen Alters finden (Fig. 33). Die Fäden sind ebenso wie die der Oocyten aus Mikrosomen zusammengesetzt. Von einer Längsspaltung läßt sich nichts beobachten. Das Chromatin der Nährzellen scheint das Stadium der Synapsis nicht durchzumachen. Möglich könnte zwar immer erscheinen, daß auch die Fäden im Kern der Nährzelle sich einseitig im Kern zusammendrängen, und ohne einen dichten Knäuel zu bilden, wieder auseinanderweichen. Wahrscheinlich erscheint mir jedoch nicht, daß die Kerne der Nährzellen ein derartiges Stadium durchlaufen, da die Zahl dieser Stadien im Ovar eine zu geringe ist, man sich also nur sehr schwer vorstellen könnte, wie die zahlreichen Nährzellen auch dieses Stadium durchlaufen sollten. In den jungen Zellen findet sich immer ein mehr oder weniger großer intensiv gefärbter Nucleolus. Die nächste Umwandlung, die das Chromatin nun durchmacht, besteht in einer starken Längsstreckung der einzelnen Fäden, die im ganzen Kernbläschen zu bemerken ist und die den central gelegenen Nucleolus umkreisen (Fig. 34). Letzterer nimmt an Größe bedeutend zu. Das Chromatin streckt sich weiter, so daß bald ein fein verteiltes chromatisches Netzwerk den ganzen Kern durchzieht. In dasselbe erscheint der länglich oval werdende Nucleolus eingebettet. Die einzelnen Mikrosomen der Fäden werden undeutlicher, sie scheinen aufzuschwellen. Zu gleicher Zeit nimmt der Kern sowie die Zelle sehr an Größe zu, so daß derselbe immer angeschnitten wird, wodurch sich auch die vielen Enden der Fäden erklären (Fig. 35). In der

weiteren Entwicklung drängt sich das Chromatin mehr nach der Kernmembran, während das Centrum von dem an Größe zunehmenden Nucleolus eingenommen wird (Fig. 36). Derselbe bekommt unregelmäßige Form und zerfällt schließlich in mehrere voneinander gesonderte Partien, die sich auch in ihrer Färbbarkeit voneinander unterscheiden. Auf diesem Stadium hat die Zelle ihre größte Ausbildung erhalten und tritt nun mit der jungen wachsenden Eizelle in äußerst enge Verbindung (Fig. 37—39). Während das Plasma der Eizelle an Ausdehnung zunimmt und sich auch die ersten geformten Dotterkugeln in ihm zu zeigen beginnen, bleibt der Kern der Nährzelle immer auf demselben Stadium. Wie schon BRAUER feststellte, ist der Konnex zwischen Ei und Nährzelle gerade auf diesem Stadium ein äußerst enger, derart, daß oft die Nährzelle vollständig in das Plasma der Eizelle hineingepreßt erscheint, um so die Aufnahme und Resorption ihres Plasmas durch das der Eizelle zu erleichtern. Nachdem dies geschehen, wird die Zelle aufgelöst und der Kern beginnt dann zu zerfallen. Bei vollständig ausgebildetem Ei, nach dessen Übertritt in den Oviduct, findet man keine Dotterzellen oder Kerne von solchen mehr. Sie sind vollständig resorbiert bzw. zugrunde gegangen.

Die Auflösung des Kerns erfolgt derart, daß zunächst das Chromatinnetz verschwindet, so daß nur noch die Nucleolen sichtbar sind. Dann zerfallen auch diese.

Degeneration von Oocyten.

Man findet in den unmittelbar auf die Synapsis folgenden Stadien mehrere, gewöhnlich fünf bis sechs Oocyten dicht aneinandergedrängt. Von diesen jungen Eizellen scheinen aber nicht sämtliche den ganzen Reifungsprozeß bis zur Ausbildung zur fertigen Eizelle durchzumachen, sondern nur ein Teil scheint heranzuwachsen, während einige zu degenerieren beginnen. Es ist dieser Prozeß wohl dadurch zu erklären, daß eine ziemliche Anzahl von Oocyten produziert wird, daß einem jeden Ei eine verhältnismäßig große Zahl von Nährzellen zugeordnet wird. Entwickelten sich nun alle Oocyten zu reifen Eiern, so wüchse die Zahl der Nährzellen und damit auch die Größe des Ovars unverhältnismäßig. Aus Raum- und Nahrungsmangel scheint daher ein Teil der Oocyten zu degenerieren. In den postsynaptischen Stadien findet man nun auch häufig diese Degenerationsprozesse. Das Plasma der Zelle scheint zunächst erhalten zu bleiben, während die Degenerationsprozesse im Kern beginnen. Zuerst sind die Chro-

mosomen weniger deutlich zu beobachten, sie beginnen nun ausgezackt zu werden und liegen nun als dunklere Brocken in dem hellen Kernbläschen. Der Degenerationsprozeß schreitet fort, so daß die Chromosomen vollständig zerfallen und im Kernraum zerstreut werden, der dadurch vollständig opak wird. Reste der ursprünglichen Chromosomen lassen sich immer noch als dunkle kompakte Massen nachweisen. Im weiteren Verlauf erscheinen Vacuolen im Kern, die an Größe und Zahl zunehmen, bis dieser allmählich vollständig zerfallen ist und auch der Plasmaleib verschwindet. Diese degenerierenden Nährzellen liegen neben den ausgebildeten Nährzellen den Eizellen an, so daß wohl auch sie zur Ernährung des Eies mit beitragen.

Die ersten embryonalen Teilungsfolgen.

Nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers beginnt der Eikern seine Wanderung nach dem Centrum des Eies, wohin der Spermakern schon eingedrungen ist. Man findet häufig denselben Kern schon im Centrum des Eies gelegen, während noch die Chromosomen auf dem Stadium der ersten Richtungsspindel beharren. Mit der Wanderung des Eikerns nach dem Centrum des Eies findet zu gleicher Zeit eine Umwandlung des Chromatins statt, die bei dem Spermakern schon früher eingetreten ist. Der Kern umgibt sich mit einer Membran, während die Chromosomen ihre Stäbchenform verlieren und zu einem Fadengerüst sich umwandeln. Dasselbe läßt den Aufbau aus den einzelnen Chromosomen ebensowenig erkennen, wie dies im Ruhezustand der Oogonien möglich war. So kommen beide Kerne im Centrum des Eies nebeneinander zu liegen und es erfolgt hier wieder die Ausbildung der Chromosomen zu denjenigen der ersten Furchungsspindel. Die dünnen Fäden, die sich zunächst aus dem ruhenden Kern herausdifferenzieren, beginnen sich zu kontrahieren und an Intensität der Färbung zuzunehmen. Ihre Zahl beträgt sowohl im männlichen wie weiblichen Vorkern je zwölf (Fig. 48). Eine Vereinigung der Kerne und Chromosomen findet nicht statt, sondern jeder Kern wandelt sich unabhängig von dem andern vollständig selbständig in eine Spindel um, so daß man auf einem der folgenden Stadien im centralen Dotter zwei Spindeln findet, die nebeneinander gelegen sind und in ihrem Äquator je zwölf Chromosomen noch unregelmäßig verteilt aufweisen (Fig. 50, 49). An den einzelnen Chromosomen ist ein Längsspalt nachzuweisen. Sie ordnen sich dann in jeder Äquatorialplatte derart an, daß je eine Hälfte

derselben nach den Polen gewendet ist, während der Längsspalt im Äquator liegt. Jedes der durch den Längsspalt gebildeten Teilchromosomen wird dann auf die Tochterplatten verteilt. In der zweiten Furchungsspindel lassen sich die väterlichen und mütterlichen Chromosomen nicht mehr unterscheiden. Auch ist von einer Trennung der Spindeln bei der zweiten Furchung nichts mehr zu beobachten. An den Polen der Spindeln lassen sich zwei Centrosome mit Polstrahlung nachweisen (Fig. 51). Es sei hier nur kurz noch darauf hingewiesen, daß auch HÄCKER bei *Dioptomus* und *Cyclops* eine Autonomie der Kernhälften während der ersten Furchungsstadien beschreibt, daß dieser Vorgang auch von mehreren andern Autoren in neueren Untersuchungen erwähnt wird. Auf die weiteren Entwicklungsstadien des Eies, die BRAUER beschreibt, gehe ich hier nicht weiter ein.

2. Artemia salina.

Das Ovar.

Der weibliche Genitalapparat von *Artemia* besteht genau wie der von *Branchipus* aus dem paarigen Ovarium zu beiden Seiten des Darms, den paarigen Oviducten und dem unpaaren Uterus und Scheide. Der einzige Unterschied von *Branchipus* besteht darin, daß von einem Zellpolster am Ausgange der Oviducte in den Uterus bei *Artemia* nichts zu beobachten ist. Auf die näheren Lagebeziehungen der Eier im Ovar und Oviduct gehe ich hier nicht weiter ein, da diese Verhältnisse im wesentlichen genau die gleichen wie die bei *Branchipus* beschriebenen sind.

Das Chromatin in den somatischen Zellen.

Die Zahl der Chromosomen in den somatischen Zellen von *Artemia* läßt sich nicht mit derartiger Sicherheit ermitteln wie bei *Branchipus*, da die Chromosomen hier viel kleiner als bei diesem sind. Immerhin erkennt man auf einem Schnitt einer kurz vor der Teilung stehenden Darmepithelzelle, daß ungefähr 70—90 stäbchenförmige Chromosomen vorliegen. Eine genauere Feststellung der Zahl und Form ist unmöglich.

Oogonien.

Der Kern der Oogonien von *Artemia* hat im Ruhezustand länglich ovale Form, an Größe nicht viel von dem gleichnamigen von *Branchipus* verschieden. Das Chromatin findet man als fein ver-

teiltes Liningerüst mit zahlreichen kleinen Chromatinkörnchen, deren Bau im einzelnen nicht näher beschrieben werden kann. In den Maschen des Netzes liegt ein kleiner Nucleolus von geringer Farbintensität. Eine Kernmembran ist vorhanden. Aus diesem Gerüst bilden sich zunächst dickere Fäden heraus, die ebenso wie die ursprünglicheren aus einer Grundsubstanz und Chromatinkörpern bestehen (Fig. 53). Die einzelnen Chromatinbrocken haben an Größe zugenommen. Der Nucleolus ist noch vorhanden. Die Fäden des Gerüstes wandeln sich dann zu den Chromosomen der Teilung um. Es sind dies kurze Stäbchen, ähnlich denen, wie man sie bei *Branchipus* auffand. Sie ordnen sich zur Äquatorialplatte an, woselbst sie so dichtgedrängt liegen, daß in Seitenansicht ein nicht weiter entwirrbarer Knäuel vorhanden ist (Fig. 54). Nach den Polen der Spindel ziehen zahlreiche achromatische Fasern. An diesen sieht man zwei kleine Centrosome ohne Polstrahlung und hellen Hof. In einer Polansicht einer Äquatorialplatte ist die Zahl und auch die Form der Chromosomen mit größerer Bestimmtheit anzugeben. Fig. 55 a, b zeigen eine solche Äquatorialplatte. Man findet in diesen Bildern meistens 80—90 Chromosomen, so daß man wohl berechtigt ist anzunehmen, daß die Zahl der Chromosomen 84 beträgt, also mit der der Chromosomen in den Oocyten und den Reifungsteilungen übereinstimmt. Man bemerkt ferner, daß diese Chromosomen längsgespalten sind, und in der Anaphase der Teilung werden die einzelnen Spalthälften auf die Tochterplatten verteilt. Zwischen ihnen sind die achromatischen Fasern noch längere Zeit zu beobachten (Fig. 56). Die Zelle schnürt sich durch, der Kern geht dann in das Ruhestadium über, aus dem die Chromosomen der folgenden Oocytengeneration entstehen.

Oocyten.

In den Kernen der jüngsten Oocyten findet man dünne Fäden, die in einem Liningerüst noch Chromatinkügelchen suspendiert aufweisen. Die Zellen unterscheiden sich von den ähnlichen jungen Oogonienzellen durch größere Ausdehnung des Zellplasmas, dann aber auch durch das Fehlen des Nucleolus, der in den späteren Stadien nicht mehr zur Beobachtung kam. Der Zellkern wächst ebenso wie die Zelle, während zugleich die dünnen Fäden deutlicher isoliert erscheinen, da eine Kontraktion derselben eingetreten ist (Fig. 57). An einzelnen dieser Fäden sieht man zum ersten Male das Auftreten eines jetzt allerdings noch undeutlichen Längsspaltes.

Während die Größenzunahme des Kerns und der Zelle stetig fortschreitet, geht auch die Kontraktion der Kernfäden weiter, zugleich verschwindet der Aufbau aus einzelnen Mikrosomen, der auf dem vorhergehenden Stadium noch sichtbar war. Mit der stärkeren Kontraktion der Fäden wird nun auch der Längsspalt deutlicher, sodaß es nicht mehr zweifelhaft sein kann, daß man hier eine Ausbildung der Chromosomen vor sich hat, ähnlich den »dicken Fäden" von *Branchipus*. (Fig. 58—59.) Mit absoluter Sicherheit läßt sich die Zahl der kontrahierten längsgespaltenen Fäden nicht feststellen, da ja häufig ein Faden verdeckt werden oder bei seiner relativen Länge vom Schnittmesser verteilt werden kann. Immerhin kann man jedoch mit genügender Sicherheit konstatieren, daß die Zahl dieser Fäden ungefähr 84 entspricht, also übereinstimmt mit der der Chromosomen in den *Oogonien* und den älteren *Oocyten*. Es findet also, im Gegensatz zu *Branchipus*, eine Zahlenverminderung derselben bei *Artemia* nicht statt. Bei *Branchipus* fand man ferner in den diesbezüglichen Stadien eine Zusammendrängung der Chromatinfäden einseitig im Kern, ein Vorgang, den wir der »Synapsis« gleichsetzten. Von einer solch einseitigen Zusammendrängung im Kern ist bei *Artemia* nichts zu beobachten. Wir haben also bei *Artemia* keine Synapsis.

Die längsgespaltenen Fäden verlaufen vollständig regellos im Kern. Die Kontration derselben schreitet in der Folge weiter, so daß aus den 84 Fäden 84 kurze stäbchenförmige Chromosomen entstehen, die einen deutlichen Längsspalt (Fig. 60—63) aufweisen. Brauer gibt in seiner Arbeit an: »ein jedes Chromosom setzt sich aus vier Teilen zusammen, die so einer quadratischen Grundfläche eingeordnet sind, daß ein jeder die Ecke derselben einnimmt. Da jeder die Form eines sehr kurzen Stäbchens mit rundem Querschnitt hat, so sieht man bei einer Polansicht vier Kugeln, welche dicht aneinanderstoßen, nur durch einen schmalen Spalt, der mit einer nur wenig färbbaren Kittmasse angefüllt ist, getrennt sind, und zwischen welchen in der Mitte ein sternförmiger Lumen erkennbar ist. Hat man von dem Chromosom eine Seitenansicht vor sich, so erblickt man statt vier Kugeln zwei Stäbchen, die allerdings kaum diese Bezeichnung verdienen, weil ihre Länge nur sehr wenig ihre Dicke übertrifft«. Ich habe diese vier Kugeln, die, wie bei *Branchipus*, durch eine doppelte Längsspaltung entstehen, hier nicht beobachten können, sondern fand hier wie dort nur einen einzigen Längsspalt und dadurch zwei Teilelemente, die genau die gleiche

Zusammensetzung wie bei *Branchipus* aufwiesen. Meine dort genauer auseinandergesetzte Ansicht über den Aufbau der Teilchromosomen gilt also genau auch für *Artemia*. Auch hier wie bei *Branchipus* ist in der Entwicklung von einem zweiten auftretenden Längsspalt keine Andeutung vorhanden. Als Chromosomen der Reifungsteilung resultieren also 84 längsgespaltene Chromosomen. Während dieser Umwandlung und Ausbildung hat die Größe der Zelle weiterhin bedeutend zugenommen und auch das Kernbläschen ist gewachsen, so daß die fertigen Chromosomen jetzt deutlich im hellen Kern wohl voneinander getrennt erscheinen. Eine (Fig. 64–65) bestimmte Zahl der Chromosomen ist jetzt auch mit Sicherheit anzugeben, es finden sich immer 84, wie dies schon Brauer angab.

Die Oocyte nimmt an Größe weiter zu, während zahlreiche Nährzellen sie umgeben. Eine genauere Zahl der letzteren festzustellen, ist ebenfalls wie bei *Branchipus* unmöglich. Der Dotter wird in flüssiger Form aufgenommen, von einer Resorption der totalen Nährzellen durch die Eizelle wurde nichts beobachtet. Die Form der Dotterkörner ist dieselbe wie die bei *Branchipus* beschriebene, länglich oval, häufig mit hellerem excentrischen Fleck. Ihre Größe ist jedoch geringer wie die dort gefundene. Die Dotterkörner liegen zunächst vereinzelt im Eiplasma, in der Nähe des Kerns und an der Peripherie, dann nimmt ihre Masse derart zu, daß bald das Eiplasma verschwindet, so daß nur noch ein dünner Strich in der Nähe des Kerns und dem Rande der Zellen sichtbar ist. In dieser Ausbildung, völlig herangewachsen, treten die Eizellen aus dem Ovar in die Oviducte über, woselbst dann die weiteren Entwicklungsstadien bis zum Übertritt in den Uterus durchlaufen werden. Das Kernbläschen liegt gewöhnlich excentrisch im Ei, in der Nähe der Peripherie.

Reifungsphasen.

Nach vollständiger Ausbildung des Eies tritt dasselbe vom Ovar in den Oviduct über, woselbst dann die Anordnung der Chromosomen zur Richtungsspindel erfolgt. Das Kernbläschen rückt vollständig nach der Peripherie des Eies, von dieser durch eine dünne Lage des Eiplasmas getrennt. Die Chromosomen treten zur Bildung der Äquatorialplatte zusammen. An den Polen bilden sich zwei helle Sphären aus, die durch ihre Größe auffallen (Fig. 66). Ich fand dieselben bei fast allen untersuchten Eiern. Ein Centrum in diesen Sphären, das einem Centriol entsprechen würde, konnte ich nicht

finden. Von ihnen gehen dann zahlreiche achromatische Fasern nach der Äquatorialplatte, woselbst sie an jedem Chromosom zu enden scheinen. Über das Verhalten der Sphären bei der Reifungsteilung liegen die Angaben Petrunkewitschs vor. Nach diesem Untersucher liegt neben dem Kernbläschen ein Centrosom, das sich aber im weiteren Verlauf von dem Kern loslöst, um nach dem Centrum des Eies zu wandern, während die Chromosomen zur Äquatorialplatte zusammentreten. Ich habe das Vorhandensein von deutlichen Centrosomen neben dem Kernbläschen nie einwandsfrei beobachten können, will aber die Möglichkeit ihres Vorkommens nicht bestreiten. Auch eine Wanderung der Centrosome bzw. der Sphären nach dem Centrum des Eies habe ich nicht gesehen. Meine Bilder stimmen im allgemeinen mit dem überein, das Petrunkewitsch in seiner Fig. 4 wiedergibt. An den Polen liegen die Sphären, die jener Autor für umgewandelte Centrosome betrachtet. Ob dem so sei, ob hier eine pathologische Erscheinung vorliegt, oder dies die normalen Centrosome sind, kann ich nicht entscheiden. Die erste Richtungsspindel zeigt die Chromosomen im Äquator angeordnet. Auf einer Seitenansicht läßt sich naturgemäß die ganze Zahl der Chromosomen nicht feststellen, daher auch auf diesen Bildern immer nur ein Teil der Chromosomen eingezeichnet ist (Fig. 66). Bei Polansicht der Äquatorialplatte ersieht man aber, daß 84 Chromosomen vorliegen, die in Form und Größe genau denen entsprechen, die schon im Keimbläschen der jüngeren Oocyten beobachtet wurden (Fig. 68). Die Chromosomen stellen sich derart ein, daß der Längsspalt genau in den Äquator der Spindel zu liegen kommt, die Teilhälften der Chromosomen nach den Polen der Spindel orientiert sind. Es findet nun eine Drehung der ganzen Spindel statt, derart, daß dieselbe, die zunächst tangential lag, in die radiale Lage sich einstellt (Fig. 67). Dieser Prozeß scheint mit viel größerer Genauigkeit durchgeführt zu werden als bei *Branchipus*. Denn während dort die Trennung der Chromosomenhälften in der tangentialen Lage beobachtet wurde, scheint dieser Vorgang bei *Artemia* nur radial einzutreten, wenn die Drehung der Spindel vollzogen ist. Nach der Einordnung in diese Lage beginnt die Verteilung der Chromosomen auf die beiden Tochterplatten. Jedes Chromosom wird in seine zwei Spalthälften zerlegt, deren jede nach den Polen der Spindel gezogen wird. Auch in diesem Stadium ist an den Polen noch der helle Hof zu beobachten, wenn er auch an Größe abgenommen hat (Fig. 69). Da in der Richtungsteilung eine Trennung der beiden durch einen

Längsspalt entstandenen Chromosomenhälften vollzogen wird, so verläuft die Reifungsteilung nach dem Modus der Äquationsteilung.

Brauer beschreibt in seiner Bearbeitung der Reifungsvorgänge von *Artemia* noch einen zweiten Modus der Reifung mit Bildung eines zweiten Richtungskörpers, der dann wieder in das Ei einbezogen wird. Ich habe diese Ausbildung eines zweiten Richtungskörpers auf meinen Präparaten nicht finden können, kann daher über diese Möglichkeit mich nicht äußern.

Nährzellen.

Was die äußere Form und Zahl der Nährzellen bei *Artemia* anbelangt, so stimmt diese im wesentlichen mit dem überein, was ich für *Branchipus* angab. Auch die Entwicklung des Chromatins im Kern ist eine ganz ähnliche. In den jüngsten Nährzellen findet man ein feines Liningerüst, in das zahlreiche Chromatinkörner eingebettet sind (Fig. 72, 73). In den Maschen dieses Netzes liegen zunächst einige kleine Nucleoli, die sich von denen des betreffenden Stadiums bei *Branchipus* durch ihre geringe Färbbarkeit unterscheiden. Denn während dort stark tingierte Nucleoli zu finden waren, liegen hier nur kleine helle, kaum sichtbare Bläschen vor. Der Kern nimmt an Größe zu, zugleich wird das Gerüst mit dem eingebetteten Chromatin dichter, bis endlich im ausgebildeten Kern ein derart dichtes Gerüstwerk vorliegt, daß eine Unterscheidung der einzelnen Fäden unmöglich ist. In diesem (Fig. 74) dichten Gerüst liegen zahlreiche helle Bläschen, die Nucleoli, eingelagert, die an Zahl im Vergleich zu den jüngsten Zellen zugenommen haben. Die Resorption der Nährzellen geschieht in gleicher Weise wie bei *Branchipus*, d. h. in flüssiger Form. Zunächst verschwindet das Plasma der Zelle, dann auch der Zellkern, so daß dann die ganze Nährzelle von der Eizelle aufgenommen ist. Dem fertig ausgebildeten Ei bei seiner Lagerung in den Oviducten liegen keine Nährzellen mehr an.

Degenerierende Zellen.

Ebenso wie bei *Branchipus* treten auch bei *Artemia* in ziemlich frühen Entwicklungsstadien Degenerationsprozesse auf, die im wesentlichen mit denen übereinstimmen, die bei jenen beschrieben wurden. Zunächst sieht man Vacuolen im Plasma, denen solche im Kern folgen. Dieselben nehmen an Größe zu, bis Kern und Zelle in einzelne Partien zerfallen.

Die Ursache dieses Degenerationsprozesses dürfte wohl in allzu großer Eiproduktion und dadurch bedingtem Nahrungsmangel beruhen. Die zerfallenden Zellen scheinen bei *Artemia* nicht weiter zur Ernährung der umliegenden Eizellen verwendet zu werden.

Die ersten embryonalen Teilungen.

Auf das Verhalten des Chromatins im Kern der unmittelbar auf die Reifung folgenden Stadien gehe ich hier nicht wieder ein, will nur noch kurz die Form und Zahl der Chromosomen in einem der früheren embryonalen Kerne feststellen. Mitosen eignen sich hierfür weniger, da sie wegen allzu geringer Größe und zahlreicher Chromosomen wenig übersichtliche Bilder geben. Es wurde deshalb ein Kern gewählt, der unmittelbar vor der Teilung stand und die Chromosomen schon gebildet hatte. Es ließen sich mit Sicherheit 82 Chromosomen feststellen, eine Zahl, die also der in den Oogonien und Oocyten entspricht. Sie hatten die Form kurzer Stäbchen, die häufig gebogen waren. (Fig. 70—71.) Das Chromatin war in den Enden angehäuft, während die Mitte der Chromosomen weniger gefärbt ist. Sie entsprechen also in ihrem Bau genau denen der Oogonien. Der Verlauf der Teilungen charakterisiert dieselben als Äquationsteilungen.

Zusammenfassung.

In den somatischen Zellen von *Branchipus* findet man 24, in denen der parthenogenetischen Generationen von *Artemia* 84 Chromosomen. Die Oogonien von *Branchipus* enthalten 24, die von *Artemia* 84 Chromosomen, die schon früh eine Längsspaltung aufweisen. Nach der Teilung einer Oogonie geht sowohl bei *Branchipus* wie auch bei *Artemia* der Kern in ein Ruhestadium über, aus dem sich dann die wachsenden Oocyten bilden. Aus diesem Ruhezustand sieht man sowohl bei *Artemia* wie bei *Branchipus* lange dünne Fäden entstehen, die im Kern unregelmäßig verteilt sind und zunächst keine Längsspaltung erkennen lassen. Bei *Branchipus* ordnen sich diese Fäden einseitig im Kernbläschen zusammen, treten in das Stadium der Synapsis ein. Aus ihr differenzieren sich zwölf längsgespaltene dickere Fäden heraus. Die Zahl der früheren dünnen Fäden war genauer nicht zu ermitteln. Der Nucleolus liegt während der Synapsis außerhalb der Kontraktion. Eine bestimmte Orientierung der Fäden in Beziehung zu ihm war nicht erkenntlich. Jedoch zeigte sich manchmal ein paralleler Verlauf einiger Fäden.

Bei *Artemia* war eine derartige einseitige Kontraktion des Chromatins im Kern nicht nachweisbar, vielmehr zogen die dünnen, nicht längsgespaltenen Fäden zunächst ganz unregelmäßig im Kern umher, verkürzten sich dann, und zu gleicher Zeit war in allen ein Längsspalt aufgetreten. Die Zahl dieser Fäden beträgt annähernd 84. Der Nucleolus ist schon auf einem Stadium mit dünnen Fäden nicht mehr beobachtet worden. Das Auftreten eines zweiten Längsspaltes in jeder der Teilhälften der Fäden und dadurch entstehender Vierteiligkeit der Elemente wurde weder bei *Branchipus* noch bei *Artemia* gefunden. Die dicken längsgespaltenen Fäden verkürzen sich zu längsgespaltenen Stäbchen. Jedes durch den Längsspalt entstehende Teilstäbchen zeigt das Chromatin in den Enden angehäuft, während in der Mitte eine weniger gefärbte Zone liegt. Es sind dies die definitiven Chromosomen der Reifungsteilung. Ihre Zahl beträgt bei *Artemia* 84, bei *Branchipus* 12. Eine Auflockerung der Chromosomen zu Fäden vor den Reifungsteilungen erfolgt also weder bei *Artemia* noch bei *Branchipus*. Bei *Artemia* wurde nur eine Reifungsteilung und ein Richtungskörper beobachtet. In derselben werden die durch Längsspaltung entstandenen Teilhälften eines Chromosoms voneinander getrennt. Dieselbe ist also eine Äquationsteilung. Bei *Branchipus* konnte aus faunistischen Gründen bis jetzt nur eine Richtungsteilung verfolgt werden. In derselben werden die Teilhälften eines Chromosoms, die durch einen Längsspalt entstanden, voneinander getrennt. Es ist jedoch noch nicht mit Bestimmtheit möglich, zu entscheiden, ob Äquations- oder Reduktionsteilung in der ersten Richtungsteilung vorliegt.

Nach den Richtungsteilungen geht der weibliche Vorkern in ein Ruhestadium über und wandert nach dem Centrum des Eies, woselbst der eingetretene Spermakern ebenfalls in Ruhezustand zu liegen kommt. Beide Kerne wandeln sich unabhängig zu Spindeln um, in deren Äquator je zwölf Chromosomen sich vorfinden. In der zweiten Furchungsteilung ist diese Trennung des männlichen und weiblichen Chromatins nicht mehr erkenntlich. Bei *Artemia* geht der Kern ebenfalls in das Stadium der Ruhe über, aus dem dann 84 Chromosomen entstehen, die schon früh einen Längsspalt aufweisen. Die Ernährung der Eizellen von *Artemia* und *Branchipus* geschieht durch besonders differenzierte Zellen. Das Chromatin findet man hier in Form langer Fäden, die im Kernbläschen ohne besondere Anordnung verlaufen. Die Form der Nucleolen ist eine verschiedene. Bei *Branchipus* findet sich zunächst ein stark färb-

barer Nucleolus, der dann in mehrere zerfällt, während man bei *Artemia* in jungen Nährzellen viele helle Bläschen (Vacuolen) sieht, deren Zahl dann mit dem Wachstum der Zelle zunimmt. Bei *Artemia* wie auch bei *Branchipus* findet man degenerierende Oocyten, die vielleicht mit zur Ernährung der Eizelle dienen.

Allgemeiner Teil.

Bevor ich an der Hand der gewonnenen Resultate auf eine Beantwortung der in der Einleitung aufgeworfenen Frage nach Wesen und Form der Reduktion und Syndese übergehe, sei noch kurz auf die allgemeine Bedeutung der Chromosomenkontinuität sowie der Rolle des Nucleolus eingegangen.

Chromosomenindividualität.

Was die Erhaltung der Chromosomen anbelangt, so wird während des Verlaufes der embryonalen Teilungen, der Reifungsteilung und deren unmittelbaren Prophasen eine Kontinuität der einzelnen Chromosomen bei beiden Phyllopoden mit hinreichender Sicherheit erwiesen, insbesondere ist in der ganzen Wachstumsperiode der Oocyten ein unmittelbarer Übergang der einzelnen Chromosomen leicht festzustellen, da sowohl bei *Artemia* wie auch bei *Branchipus* eine Auflockerung der Chromosomen unmittelbar vor den Reifungsteilungen unterbleibt, vielmehr die Chromosomen am Ende der Wachstumsphase sich ohne weiteres in die Chromosomen der ersten Richtungsteilung umwandeln; eine Schwierigkeit der Beurteilung dieser Frage, die andre Beobachter zu berücksichtigen hatten, scheidet bei unsern Objekten dadurch vollständig aus. Es bleibt allerdings noch eine Stelle in der ganzen Entwicklung der Chromosomen übrig, woselbst eine direkte Beobachtung der Chromosomen nicht möglich war. Es ist dies die Umwandlung der Chromosomen der Anaphase einer Oogonienteilung in die der jungen wachsenden Oocyten. Eine direkte Beobachtung der Chromosomen war hier nicht möglich, vielmehr konnte nur festgestellt werden, daß die Stäbchen der Anaphase sich zu Fäden umwandeln, deren weiterer Verlauf und Schicksal während dieser Periode bis zur Ausbildung der dünnen Fäden in den wachsenden Oocyten nicht weiter zu verfolgen ist. Es soll daher auch hier zunächst nicht weiter auf die Frage eingegangen werden. Wie dem auch sein mag, meine Befunde, die vollständig mit den Angaben Brauers in diesem Punkte überein-

stimmen, zeigen einwandfrei, daß die Chromosomen während der Wachstumsperiode nicht immer zerfallen, wie dies R. Fick (1907) annimmt, indem er sagt, »daß hier von einer Chromosomenerhaltung im Wachstumsstadium keine Rede sein kann, ist jetzt wohl allgemein anerkannt«. (S. 109.) Ebensowenig findet ein Zerfall der Chromosomen während des Wachstums des Eies bei andern Objekten statt, ich erwähne hier die Untersuchungen von Schleip bei der Oogenese und Spermatogenese von *Planaria*, Schreiners an *Enteroxenos* usw. und endlich Schleip an *Cypris reptans* und *fuscatus*, der ausdrücklich erwähnt, »daß man in jeder Phase der Wachstumsperiode die aus ihnen hervorgegangenen Chromatinstränge erkennen kann, die sich wieder in die Chromosomen der Richtungsspindel umwandeln«. Ob in andern Fällen, wo ein Verschwinden der Chromosomen während des Wachstumsstadiums beobachtet wurde, dieser Vorgang nur scheinbar oder wirklich vollständig war, soll hier nicht untersucht werden. Bemerkenswert ist hier besonders, daß in einer Periode, wo die Chromosomen in keinerlei Beziehung zu den Vorgängen der Reduktion stehen, bei den verschiedenen untersuchten Arten dieselben das verschiedenste Verhalten zeigen.

Die Rolle des Nucleolus.

Es ist besonders auffallend, daß, wie in den älteren Oocyten, die Chromosomen vor der Reifeteilung keine Auflockerung erleiden, so auch der Nucleolus in diesen Stadien vollkommen verschwunden ist. Hierin stimmen meine Angaben mit denen Brauers überein. Anderseits finden die Nucleolen eine viel bessere Ausbildung in den Nährzellen, wo sie bei *Branchipus* durch ihre Masse in der ausgewachsenen Zelle das Chromatin bis zu einem gewissen Grade verdrängen. Aus einem kleinen ovalen Körper ist er bei diesem zunächst zu einem zackigen größeren Gebilde, das dann in mehrere Teilstücke zerfiel, angewachsen. Bei *Artemia* haben sich die hellen bläschenförmigen Nucleolen in der fertigen Nährzelle stark vermehrt. Ein derartiges Verhalten dürfte wohl vollständig die Theorie Häckers bestätigen, der die Nucleolen als ein Produkt des Stoffwechsels ansah. Anderseits wurde nämlich niemals eine Beziehung zwischen Nucleolen und Chromatin beobachtet.

Das Reduktionsproblem.

Welche Unterschiede ergibt nun eine Vergleichung der entsprechenden Stadien bei *Branchipus* und *Artemia* inbezug auf die

Vorstadien der Eireifung? Bei *Artemia* fanden wir in den Oogonien, somatischen Zellen, Oocyten und im reifen Ei überall 84 Chromosomen, eine Reduktion findet also bei *Artemia* demnach nicht statt, während bei *Branchipus* in den somatischen Zellen und Oogonien die Zahl 24 beträgt, aber in den übrigen Zellen eine Verminderung der Zahl auf 12 eintritt. Bei beiden Phyllopoden entwickeln sich aus dem ruhenden Kern, der das Chromatin als Gerüstwerk aufweist, zunächst dünne, wohl voneinander getrennte Fäden. Während bei *Branchipus* die Chromosomen in den früheren Stadien noch keine Längsspaltung zeigen, findet man bei *Artemia* schon früh einen solchen. Die zunächst entstehenden Fäden von *Branchipus* sind relativ dünner als die von *Artemia* und zeigen ebenso wie dort einen feineren Aufbau. Während bei *Branchipus* mit Bestimmtheit anzugeben ist, daß von einem Längsspalt noch nichts zu beobachten ist, ist dies für die gleichen Stadien von *Artemia* nicht möglich. Eine Feststellung der genauen Zahl war sowohl bei *Artemia* wie bei *Branchipus* in dieser Ausbildung unmöglich, sie ist jedoch bei *Artemia* bedeutend größer wie bei *Branchipus*. Bei letzterem findet alsdann eine allmähliche Zusammendrängung dieser Fäden statt, die in der Synapsis ihren Höhepunkt erreicht. Während der früheren präsynaptischen Stadien fand man zu mehreren Malen einen annähernd parallelen Verlauf einzelner dünner Fäden. In den auf die Synapsis folgenden Stadien sieht man neben diesen dünnen Fäden nun dicke, ungefähr doppelt so starke Fäden, die einen Längsspalt haben. Von einem solchen Vorgang einer einseitigen Kontraktion, einer Synapsis, ist bei *Artemia* nichts zu beobachten, vielmehr verlaufen dort die Fäden unregelmäßig im Kern, bis in ihnen der Längsspalt immer mehr hervortritt. Als Resultat beider Vorgänge erscheinen also sowohl bei *Artemia* wie bei *Branchipus* einfach längsgespaltene Fäden. Die weiteren Prozesse verlaufen bei beiden Phyllopoden nun in genau gleicher Weise, sie bestehen in einer Verkürzung der Fäden zu kurzen einfach längsgespaltenen Stäbchen. Von Tetraden kann man in keinem der beiden Fälle sprechen. Diese Stäbchen ordnen sich zur Äquationalplatte der ersten Richtungsspindel an, derart, daß der Längsspalt in den Äquator der Spindel zu liegen kommt. Bei *Artemia* wie bei *Branchipus* kommt es in der ersten Richtungsteilung zu einer Trennung der Chromosomenhälften. Bei *Artemia* liegt nur eine Richtungsteilung vor, sie ist eine Äquationsteilung, während bei *Branchipus* eine solche Entscheidung nicht möglich ist, da die zweite Richtungsteilung noch nicht zur Beobachtung

kam. Was also die vorbereitenden Stadien bei beiden Phyllopoden besonders unterscheidet, ist das vollständige Fehlen einer einseitigen Kontraktion der dünnen Fäden bei *Artemia* sowie das verhältnismäßig frühe Auftreten eines Längsspaltes in den dünnen Fäden bei letzteren, ohne daß eine Vereinigung zweier dünner Fäden zu einem dicken Faden zu beobachten war. Zu welchen Schlüssen gelangt man nun an der Hand dieser Vergleichung der Chromosomenentwicklung bei einer sexuellen und parthenogenetischen Art? Bei *Artemia* entstanden die längsgespaltenen dicken Fäden, die den gleichen bei *Branchipus* entsprechen, durch das Auftreten eines Längsspaltes, der verhältnismäßig früh erscheint. Von einer Vereinigung zweier Fäden wurde hier nie etwas beobachtet. Bei *Branchipus* dagegen sahen wir zunächst dünne Fäden, die keinerlei Längsspalt aufwiesen, sich dagegen in den präsynaptischen Stadien einander näherten, und wie ich dies mit einiger Sicherheit wohl annehmen kann, mit einander paarweise verschmolzen. Diese Verschmelzung wird dann in der Synapsis erhalten, vielleicht noch erhöht, so daß in den postsynaptischen Stadien die dicken Fäden entstehen, deren Längsspalt noch auf die Zusammensetzung aus zwei Einzelfäden hinweist. In den postsynaptischen Stadien sieht man auch immer noch dünne Fäden, deren Verschmelzung zu dicken Fäden noch nicht vollständig vollzogen ist (Fig. 18). Die resultierenden dicken Fäden, die im ausgebildeten Zustand völlig denen von *Artemia* gleichen, haben also eine völlig geschiedene Entstehungsweise. Bei *Artemia* entstehen sie durch einfache Längsspaltung, bei *Branchipus* dagegen durch Syndese aus zwei Einzelchromosomen. Allerdings muß auch hier wieder zugegeben werden, daß auch für diesen Schluß kein zwingender Beweis vorliegt, aber die Vergleichung beider Chromosomenentwicklungen ließ mir nur diese Deutung übrig. Was nun die Bedeutung der Synapsis, die wir bei *Branchipus* fanden, für eine Beziehung zu der Syndese hat, so bin ich geneigt, ihre Bedeutung für diesen Prozeß nicht derart hoch anzuschlagen, wie dies manche andre Beobachter tun. Allerdings sprechen ja die Befunde an unserm Objekt allein genommen für eine solche, aber eine Vergleichung mit den Untersuchungen andrer Autoren, so besonders Wolterecks und Schleips an dem parthenogenetischen Ostracodenei, lassen doch eine Deutung der Synapsis zu, die unabhängig von der Syndese zweier Chromosomen sein muß. Abgesehen von dem Fehlen einer zweiten Reifungsteilung verlaufen die ganzen Wachstums- und weiteren Prozesse in dem parthenogenetischen Ei, in denen das Synapsisstadium

fehlt, genau wie in dem befruchtungsbedürftigen Ei, dem ein Synapsisstadium zukommt. — Wie verläuft nun die Syndese bei *Branchipus*? Im wesentlichen stehen sich in dieser Beziehung zwei Ansichten gegenüber. Nach der ersten, für die die Untersuchungen von Häcker und Rückert an Copepoden, Montgomery an Insekten, Goldschmidt usw. sprechen, soll die Syndese derart stattfinden, daß die Einzelchromosomen sich je mit ihren Enden vereinen. Dann tritt ein Längsspalt, der schon vorher vorhanden war, wieder deutlicher auf, und durch Verdichtung und durch Verkürzung dieser längsgespaltenen Fäden entstehen die bivalenten Elemente, welche in die erste Reifungsteilung eintreten. Die zweite Teilung ist dann die Reduktionsteilung. Dieser Auslegung der Befunde zugunsten einer »conjugation end to end« stehen in neuerer Zeit Untersuchungen gegenüber, die für eine Längskonjugation zweier Chromosomen zu sprechen scheinen. Es sind hier die Arbeiten von Winiwarter zu erwähnen, der die Oogenese des Menschen und Kaninchens untersuchte, ferner die Maréchals am Ei der Selachier, Teleostier und des *Amphioxus*. Ferner die schon früher erwähnte Untersuchung von Lérat an der Spermatogenese von *Cyclops*, eine Arbeit, die ihn in Gegensatz zu den früheren Untersuchungen stellte. Endlich gehören hierher die zahlreichen eingehenden Untersuchungen von A. und K. E. Schreiner bei *Myxine*, *Tomopteris* usw. sowie diejenigen von Schleip an der Oogenese und Spermatogenese von Planarien. Alle diese Autoren fanden, daß die Doppelfäden der Synapsis durch Nebeneinanderlagerung je zweier dünner Einzelfäden stattfindet, daß schließlich durch Verkürzung und Verdichtung der Einzelfäden die Doppelstäbchen und Ringfiguren der ersten Richtungsteilung auftreten. In der ersten Teilung werden dann die Einzelchromosomen voneinander geschieden. Die Reduktion verläuft also nach dem Präreduktionsmodus. Während der Anaphase tritt dann eine Längsspaltung zutage. Diese Ansicht wird auch weiterhin von Autoren (Srassburger, Overton) auf botanischem Gebiete bestätigt. Für welche von beiden Ansichten sprechen nun die Untersuchungen an *Branchipus*? In den früheren präsynaptischen Stadien fanden wir dünne Fäden, die aus dem ruhenden Kern entstanden. Ein Einzelfaden wurde niemals beobachtet, desgleichen sah ich nie etwas in diesen früheren Stadien von einem auftretenden Längsspalt, dessen Fehlen in dieser Periode ja eben gerade den Unterschied zwischen ihnen und den Fäden gleicher Phase bei *Artemia* ausmachte. Weiter wurden weder in der Synapsis noch unmittelbar vorher Bilder be-

merkt, die für eine endweise Verbindung zweier Einzelfäden sprachen. Die Fäden verliefen zunächst völlig unregelmäßig, dann aber zeigten sie mehr eine Neigung zu parallelem Verlauf. Was die Teilungen selbst anbelangt, so kann ich mich zunächst noch nicht darüber äußern. Alle Punkte zusammengefaßt, scheint mir vorerst keinerlei Anhalt geboten, bei *Branchipus* eine endweise Vereinigung zweier Chromosomen zu einem Gamosom anzunehmen. Wenn nun auch umgekehrt gleich zu Anfang betont werden soll, daß die Schlußfolgerungen zugunsten einer Längskonjugation zum Teil auf Deutung beruhen, so scheint mir dennoch meine Untersuchung mehr für einen derartigen Prozeß zu sprechen. Wenn ich nun zunächst auch nicht, aus schon erwähnten Gründen, die Zahl der dünnen Fäden in den präsynaptischen Stadien feststellen konnte, so ist doch anzunehmen, daß sie noch nicht in pseudoreduzierter Zahl vorliegen. Sie zeigen nun, wie dies auch schon bemerkt wurde, die Tendenz, sich gegenseitig im Kern anzusammeln, wie dies Fig. 15 zeigt, und während dieser Zeit sieht man häufig einen parallelen Verlauf eines mehr oder minder großen Teiles dieser Einzelfäden, der wohl kaum auf Zufall beruhen dürfte. Während des nun folgenden synaptischen Knäuels sieht man auch, soweit dies uns noch möglich ist, einen parallelen Verlauf mehrerer Fäden (Fig. 16). In dem folgenden Stadium ist dann eine Unterscheidung nicht mehr möglich, aber wenn der synaptische Knäuel sich auflöst, sieht man wieder außer den dicken längsgespaltenen Fäden noch dünne, zum Teil noch parallel verlaufen. Es sind noch nicht konjugierte Einzelfäden (Fig. 18). Diese Teilfäden der sich loslösenden dicken Fäden haben zunächst genau die gleiche Dicke wie die dünnen präsynaptischen, und die ganzen postynaptischen Fäden sind schätzungsweise doppelt so dick wie die präsynaptischen. Alle diese Befunde lassen sich wohl schwer mit der Theorie einer endweisen Vereinigung zweier Einzelchromosomen vereinigen, dagegen scheinen sie in keiner Weise der Konjugationshypothese zu widersprechen. Wenn ich daher mich auch durchaus nicht mit Bestimmtheit für die eine oder andre Ansicht ausspreche, so scheinen mir doch vorerst meine Befunde mehr für eine Parallelkonjugation als für eine endweise Vereinigung zweier Chromosomen zu sprechen.

Als Resultate vorliegender Untersuchungen wäre demnach kurz folgendes zusammenzufassen:

Bei *Artemia* wie bei *Branchipus* ist die erste Reifungsteilung zweifellos eine Längsteilung, bei letzterem ist die zweite Teilung

mit größter Wahrscheinlichkeit ebenfalls eine Längsteilung. Allermindestens geht das daraus hervor, daß in der ganzen Entwicklung der Chromosomen niemals in ihnen ein Querspalt auftrat. Ist also die Chromosomenverminderung in den jungen Oocyten nur eine scheinbare, findet also eine Pseudoreduktion statt, und zwar in Form der sogenannten Konjugation zweier Chromosomen, so kann dieselbe glaube ich nur auf dem Wege einer Längskonjugation stattfinden.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

Brauer, A. Über das Ei von Branchipus Grubii von der Bildung bis zur Ablage. Physikalische Abhandlungen der k. Akademie der Wissenschaften z. Berlin. 1892.

—— Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 43.

—— Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. 42. 1893.

Buchholz, R. Branchipus Grubii v. Dybovski. Schriften der königl. phys. ökon. Gesellschaft zu Königsberg B. V. 1864.

Claus, C. Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arbeiten aus dem Zool. Institut Wien und Triest. Bd. VL. 1886.

—— Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus und Apus. Göttingen 1873.

Fick, R. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Archiv f. Anat. Physiol. anatomische Abteil. Supplement. 1905.

—— Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergeb. der Anat. und Entwicklungsgesch. 1906. Bd. XVI.

Goldschmidt, R. Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoeliums lanceatum. Archiv f. Zellforschung. Bd. I. H. 1.

—— Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung von Zoogonus mirus. Zool. Jahrb. Bd. 21. Anatom. Abteil.

Häcker, V. Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen I. II. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 41. 42. 1893.

—— Die Vorstadien der Eireifung, zusammenfassende Untersuchungen über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschennucleolen. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 45.

—— Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. 37. 1903.

—— Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I.

Heidenhein. Plasma und Zelle. Jena 1907.

Korschelt und Heider. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1902.

Kühn, A. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren. Daphnia pulex und Polyphemus pediculus. Archiv f. Zellforschung. Bd. I. Heft 4. 1908.

Lérat, Paul. La première cinèse de maturation dans l'oogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. Anat. Anzeig. Bd. 21. 1902.

—— Les phénomènes de maturation dans l'oogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. La Cellule. Bd. 22. 1905.

Maréchal. Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen der Selachier. Anat. Anz. Bd. 25.

—— Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Teleostierei. Anat. Anz. Bd. 26.

Montgomery. Chromatinreduktion in Hemiptera. Zool. Anz. Bd. 22.

Petrunkewitsch, A. Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artemia salina. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.

Schleip, W. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala. Zool. Jahrb. Bd. 23. H. 2 1906.

—— Die Samenreifung bei den Planarien. Zool. Jahrb. Bd. 24. H. 4. 1907.

—— Vergleichende Untersuchungen der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostrakoden. Arch. f. Zellforsch.

Schreiner, A. und K. E. Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anz. Bd. XXIV. 1904.

—— Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. Archiv. de Biolog. Bd. 21.

—— Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Archives de Biologie. Bd. XXI. 1905.

—— Ibid. Bd. XXII. 1906.

—— Gibt es eine Parallelkonjugation der Chromosomen?

—— Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Reifung der Geschlechtszellen von Enteroxenos.

Schönfeld. La spermatogénèse chez le taureau et chez les mammifères en général. Arch. f. Biol. Bd. 18.

Spangenberg. Zur Kenntnis von Branchipus stagnalis. Z. d. wiss. Zool. Bd. 25. Suppl. 1875.

Tretjakoff, D. Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 65. 1905.

Weismann, A. Über die Zahl der Richtungskörperchen und ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena.

—— Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena.

—— Weismann, A. und Ischikawa. Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern. Fr. 1887.

Erklärung der Figuren.

Sämtliche Figuren sind mit Zeiss-Apochrom 1,5 mm, Compens. Oc. 12 mit Hilfe eines Abbeschen Zeichenapparates auf Objekttischhöhe gezeichnet; ausgenommen Fig. 5, die mit Zeiss Obj. B. Oc. 4, und Fig. 24, 26, 28, 30, die mit Obj. D. Kompensations-Oc. 2 gezeichnet sind.

Fig. 1. Längsschnitt durch vier Epithelzellen des Darmes. Im Innern der länglichen Zellen der Kern mit mehreren Nucleolen.

Fig. 2. Junge Darmepithelzelle. Seitenansicht einer Äquatorialplatte. An den Polen zwei Centrosome.

Fig. 3. Junge Darmepithelzelle. Chromosomen sich zur Äquatorialplatte anordnend.

Fig. 4. Darmepithelzellen; Chromosomen in Bildung der Tochterplatten.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Ovar; Keimzone, Wachstums- und Differenzierungszone — fertig ausgebildetes Ei.

Fig. 6. Junge Oogonienzelle. Chromatin als Brocken auf einem Liniengerüst. In der Mitte der Nucleolus.

Fig. 7. Junge Oogonienzelle. Chromosomen sich zur Äquatorialplatte anordnend.

Fig. 8. Junge Oogonienzelle. Äquatorialansicht. An den Polen die Centrosome.

Fig. 9. Junge Oogonienzelle. Polansicht einer Äquatorialplatte.

Fig. 10. Junge Oogonienzelle. Bildung der Tochterplatten.

Fig. 11. Junge Oogonienzelle. Tochterplatten.

Fig. 12. Junge Oogonienzelle. Trennung der Tochterplatten.

Fig. 13. Junge Oocyte. Chromosomen als Netz mit kleinen Brocken in den Knoten. In den Maschen der Nucleolus.

Fig. 14. Oocyte. Chromatinnetz sich in Fäden auflösend, die um den Nucleolus unregelmäßig verlaufen.

Fig. 15. Oocyte. Fäden beginnen nach einer Seite zu wandern. Nucleolus wird kleiner.

Fig. 16. Oocyte. Chromatin einseitig kontrahiert. Nucleolus außerhalb liegend.

Fig. 17. Oocyte. Synapsis.

Fig. 18. Oocyte. Auflösung des synaptischen Magma. Dicke und dünne Fäden.

Fig. 19. Oocyte. Postsynaptisches Stadium. Die dicken Fäden liegen noch im Knäuel.

Fig. 20. Oocyte. Postsynaptische Fäden.

Fig. 21. Oocyte. Die Fäden wirren sich aus dem Knäuel heraus.

Fig. 22. Oocyte. Stadium der langen Fäden. Einige Fäden beginnen sich zu kontrahieren.

Fig. 23. Oocyte. Die Fäden haben sich zu längsgespaltenen Stäbchen kontrahiert.

Fig. 24—32. Ausbildung der Eizelle und der definitiven Chromosomen. Fig. 24, 26, 28, 30 geben die Eizelle in schwächerer, Fig. 23, 25, 27, 29, 31 die dazu gehörenden Chromosomen in stärkerer Vergrößerung wieder.

Fig. 32. Junge Nährzelle. Chromatin in Form von dünnen Fäden, die den Nucleolus umkreisen.

Fig. 33—39. Weiteres Wachstum der Nährzelllen. Die Chromatinfäden werden länger und liegen mehr dem Rande zu, der Nucleolus in der Mitte. Er zerfällt in mehrere Partien.

Fig. 40. Oocyte erster Ordnung. Chromosomen zur Äquatorialplatte sich anordnend.

Fig. 41. Oocyte erster Ordnung. Verschwinden der Kernmembran. Chromosomen sich zur Äquatorialplatte anordnend.

Fig. 42. Oocyte erster Ordnung. Ausbildung der Spindel. Auftreten der Polfasern.

Fig. 43. Oocyte erster Ordnung. Polansicht einer Äquatorialplatte. Zwölf Chromosomen.

Fig. 44. Oocyte zweiter Ordnung. Drehung der Spindel aus der tangentialen in die radiale Lage.

Fig. 45. Oocyte erster Ordnung. Durchführung der ersten Richtungsteilung in tangentialer Lage.

Fig. 46. Oocyte erster Ordnung. Äquatorialplatte mit 24 äquationell getrennten Chromosomen.

Fig. 47. Ruhender weiblicher Vorkern. Chromosomen als Fadengerüst.

Fig. 48. Furchungskern. Väterliche und mütterliche Chromosomen sich getrennt zur Äquatorialplatte anordnend.

Fig. 49. Furchungskern. Väterliche und mütterliche Chromosomen in getrennten Spindeln.

Fig. 50. Furchungskern. Väterliche und mütterliche Chromosomen erleiden eine Äquationsteilung in getrennten Spindeln.

Fig. 51. Ei. Anaphase der zweiten Furchung.

Fig. 52. Chromosomen im Kern einer somatischen Zelle von *Artemia salina*.

Fig. 53. Junge Oogonie von *Artemia*. Chromatin ein Gerüstwerk bildend. Nucleolus in dessen Maschen.

Fig. 54. Junge Oogonie. Seitenansicht einer Äquatorialplatte. An den Polen zwei Centrosomen.

Fig. 55 a, b. Äquatorialplatte einer Oogonienteilung, in Polansicht. a. 42 Chromosomen. b. 42 Chromosomen = 84 Chromosomen.

Fig. 56. Anaphase einer Oogonienteilung. Auseinanderwandern der Tochterplatten.

Fig. 57. Wachsende Oocyte. Chromatin umkreist in Fäden den kleinen Nucleolus.

Fig. 58 und 59. Wachsende Oocyten. Die Fäden sondern sich mehr, der Nucleolus ist verschwunden.

Fig. 60 und 61. Kern einer wachsenden Oocyte. Chromatin in Form längsgespaltener Fäden.

Fig. 62 und 63. Kern einer wachsenden Oocyte. Chromosomen fertig ausgebildet.

Fig. 64 und 65. Kern einer älteren Oocyte.

Fig. 66. Oocyte erster Ordnung. Spindel in tangentialer Lage.

Fig. 67. Oocyte erster Ordnung. Spindel in radialer Lage.

Fig. 68. Oocyte erster Ordnung. Polansicht einer Äquatorialplatte.

Fig. 69. Oocyte erster Ordnung. Trennung der Chromosomen im Äquator der Spindel.

Fig. 70 und 71. Furchungskern von *Artemia*.

Fig. 72. Junge Nährzelle bei schwacher Vergrößerung.

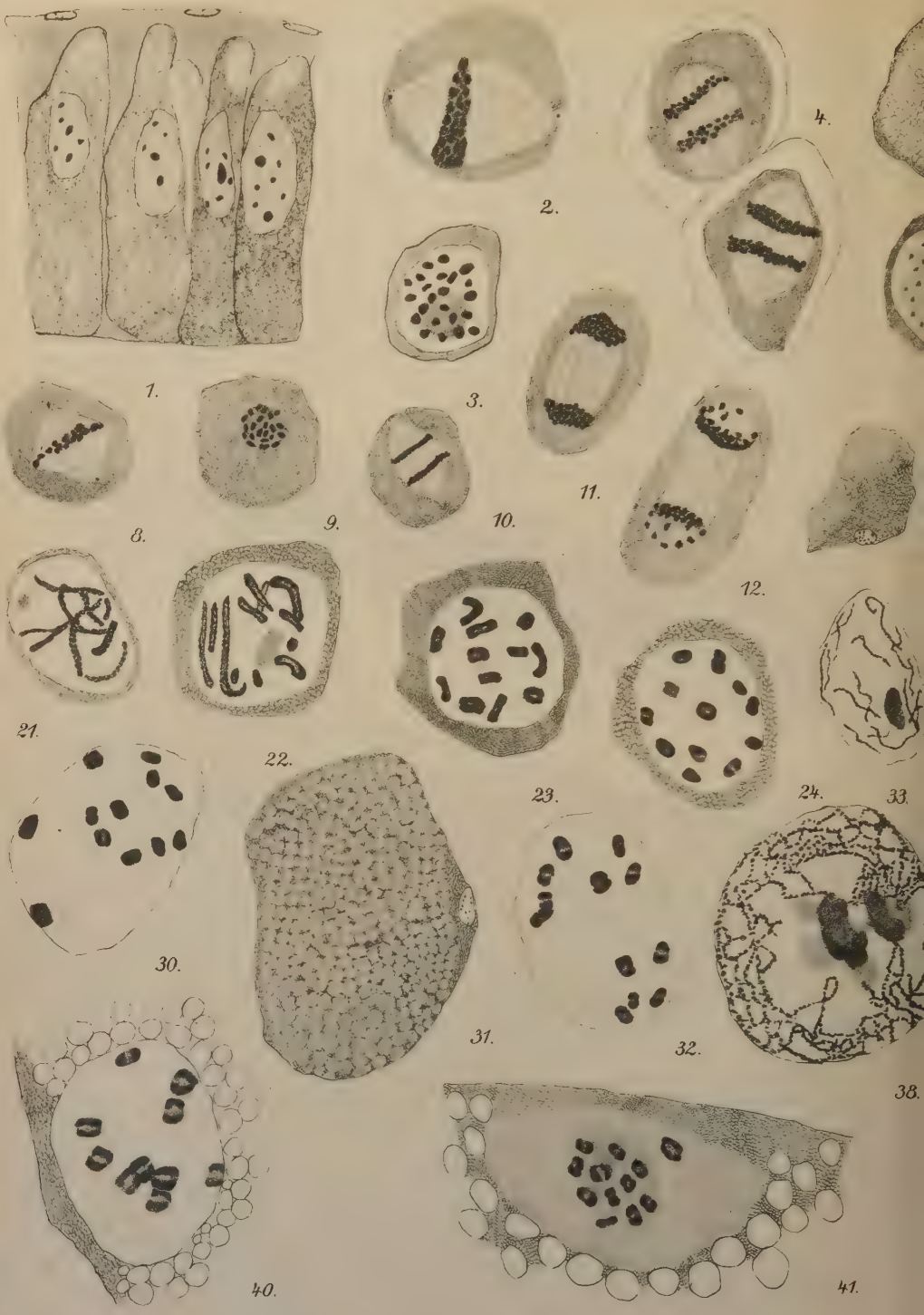
Fig. 73. Junge Nährzelle bei starker Vergrößerung.

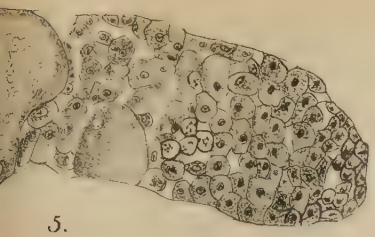
Fig. 74. Ältere Nährzelle bei schwacher Vergrößerung.

Lebenslauf.

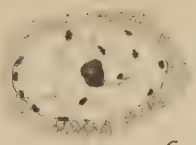
Ich, Georg Wilhelm Fries, geboren am 28. Dezember 1886 zu Frankfurt a. M., besuchte das Wöhler-Realgymnasium dortselbst, welches ich Ostern 1906 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Ich studierte sodann in Freiburg i. Br. zunächst Medizin, dann Naturwissenschaften.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

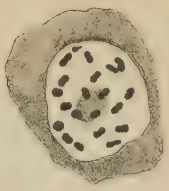

1.
2.
3.
4.
8.
9.
10.
11.
12.
21.
22.
23.
24.
30.
31.
32.
33.
38.
40.
41.



5.



6.



7.

16.

17.

14.

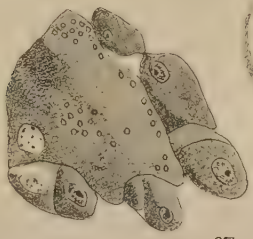
15.

18.

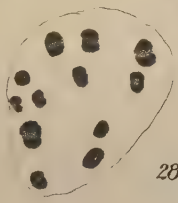
19.

20.

26.

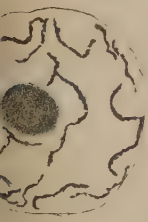


27.

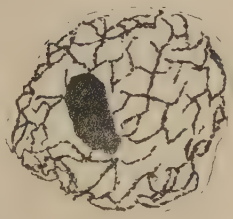


28.

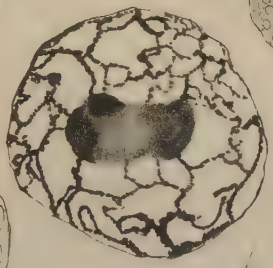
29.



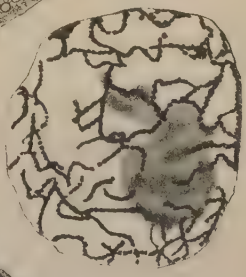
34.



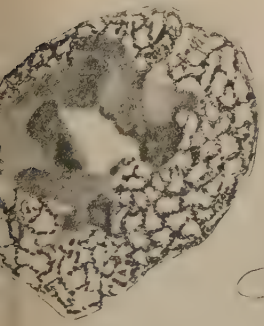
35.



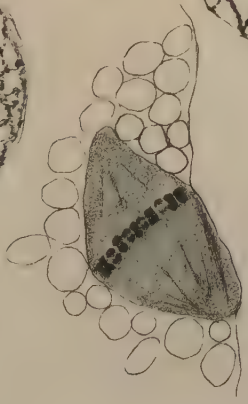
36.



37.



39.



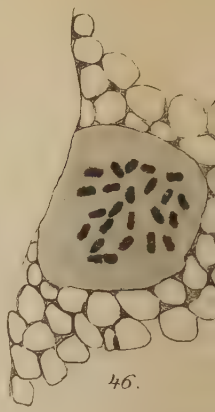
42.

43.

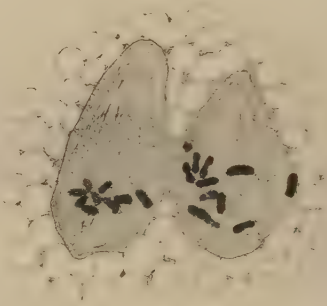
Lichtdruck v. C. G. Röder, Gm. b. H. Leipzig.

44.

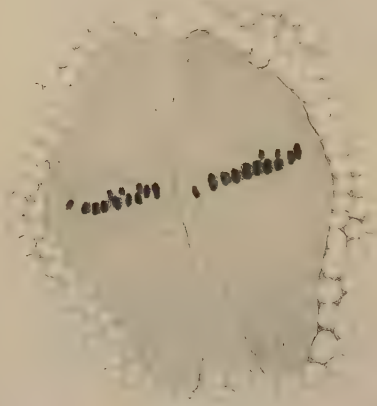
45.



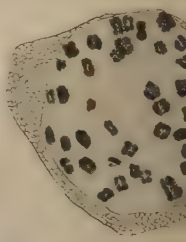
46.

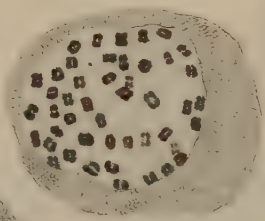


50.

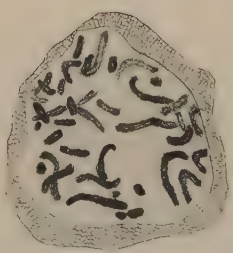


49.

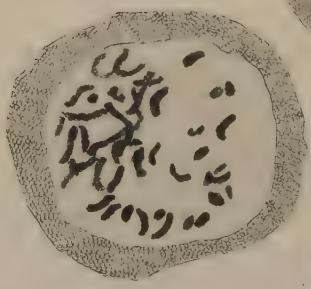




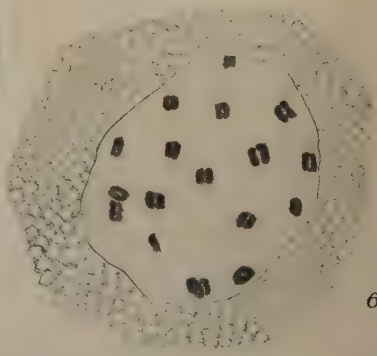
62.



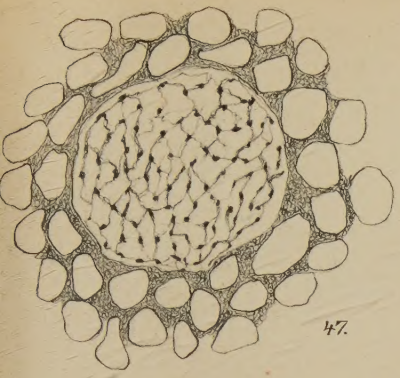
60.



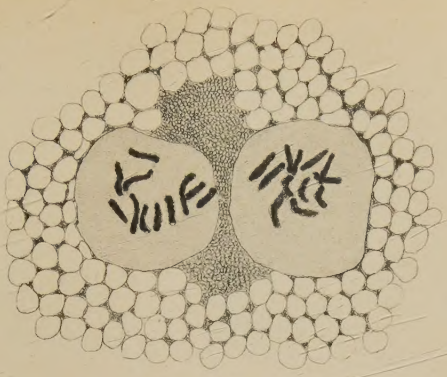
61.



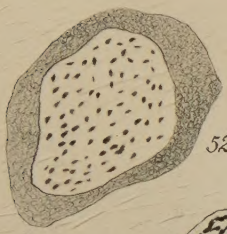
65.



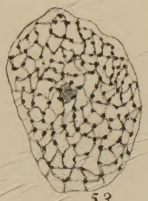
47.



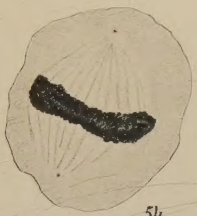
48.



52.



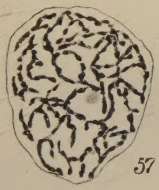
53.



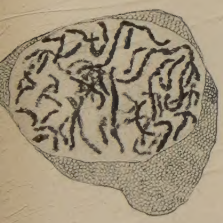
54.

55a.

51.

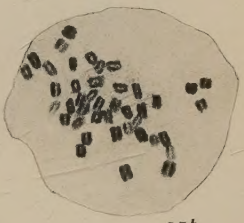


57.

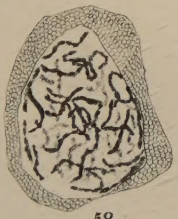


59.

56.

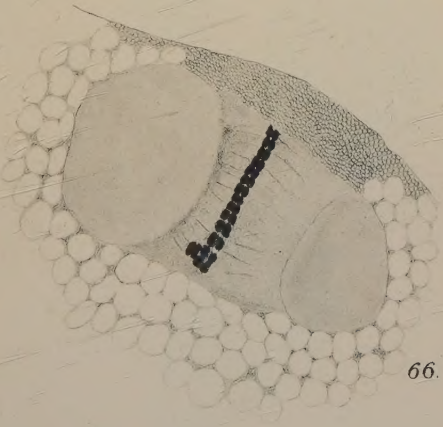


55b.



58.

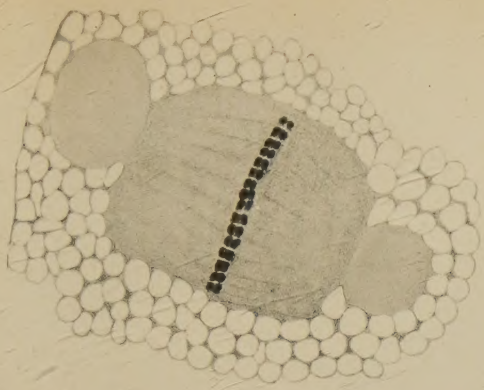
64.



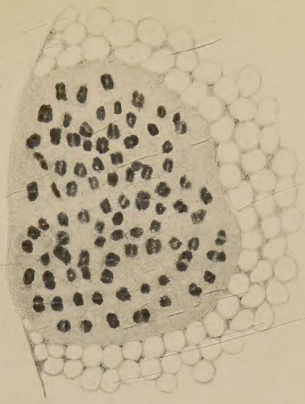
66.

Lichtdruck v. C. G. Röder, G. m. b. H. Leipzig.

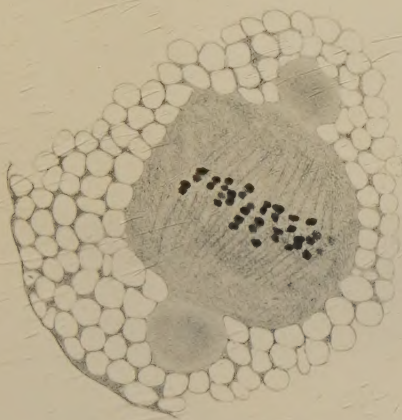
Leipzig.



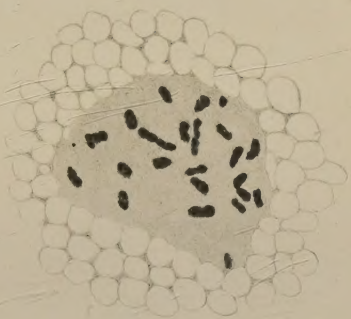
67.



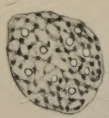
68.



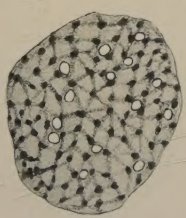
69.



70.



72.



73.

71.

74.

Fries gez. Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig. Lichtdruck v. C. G. Röder, G. m. b. H. Leipzig.